

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Das Werk bzw. der Inhalt darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

Copyright and Moral Rights for this thesis are retained by the author and/or other copyright owners. The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

66b Z 945-1
BERICHTE

aus dem

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313

VERÄNDERUNGEN DER UMWELT - DER NÖRDLICHE NORDATLANTIK



05. Dez. 1995

Nr. 60

Modellstudien zum pelagischen Stickstoffumsatz und vertikalen Partikelfluß in der Norwegensee

OLAF JOHANNES HAUPT



Nr. 60

**Modellstudien zum pelagischen Stickstoffumsatz und
vertikalen Partikelfluß in der Norwegensee**

Olaf Johannes Haupt

1. EINLEITUNG	1
2. DIE NORWEGENSEE	5
2.1 GEOGRAPHISCHE LAGE UND HYDROGRAPHIE	5
2.2 NÄHRSTOFFE IM JAHRESGANG	9
2.3 DIE PLANKTONENTWICKLUNG	10
2.4 PRIMÄRPRODUKTION	13
2.5 SAISONALE SEDIMENTATIONSMUSTER	14
2.6 REKONSTRUKTION DER JAHRESGÄNGE	17
2.7 JAHRESINTEGRALE	17
3. DAS MODELL BIOM	19
3.1 MODELLBESCHREIBUNG	19
3.2 PHYSIKALISCHE RAHMENBEDINGUNGEN UND VARIABLEN	25
3.2.1 TIEFENSTRUKTURIERUNG	25
3.2.2 DECKSCHICHT	26
3.2.3 SOLARE EINSTRAHLUNG UND LICHTSCHWÄCHUNG	27
3.2.4 DIFFUSION	28
3.3 BIOLOGISCHE UND CHEMISCHE VARIABLEN	29
3.3.1 PHYTOPLANKTON	29
3.3.2 ZOOPLANKTON	33
3.3.3 DETRITUS	36
3.3.4 NITRAT	38
3.3.5 AMMONIUM	38
4. ERGEBNISSE DES MODELLSTANDARDLAUFES	41
4.1 DIE ÖKOSYSTEMKOMPARTIMENTE IM MODELLIERTEN JAHRESZYKLUS	41
4.1.1 PHYTOPLANKTON	41
4.1.2 NITRAT	44
4.1.3 ZOOPLANKTON	45
4.1.4 AMMONIUM	45
4.1.5 SCHNELL SINKENDER DETRITUS (SSD)	47
4.1.6 LANGSAM SINKENDER DETRITUS (LSD)	50
4.2 INTERAKTIVE PROZESSE ZWISCHEN DEN KOMPARTIMENTEN	50
4.2.1 PRIMÄRPRODUKTION	50
4.2.2 FREEDRUCK	55
4.2.3 EXKRETION UND REMINERALISATION	57
4.2.4 EGESTION UND MORTALITÄT	60
4.3 SEDIMENTATION IM JAHRESGANG	63
4.4 DAS LICHTKLIMA IM WASSER	65
4.5 SENSITIVITÄTSANALYSE	67

5. VALIDIERUNG DER MODELLERGEBNISSE	70
5.1 PHYTOPLANKTON	71
5.2 NITRAT	71
5.3 ZOOPLANKTON	74
5.4 PARTIKULÄRER ORGANISCHER STICKSTOFF	75
5.5 PRIMÄRPRODUKTION	77
5.6 SEDIMENTATION	79
5.7 VERGLEICH JÄHRLICHER RATEN	82
5.8 ZUSAMMENFASSENDE DISKUSSION	84
6. MODELLEXPERIMENTE	86
6.1 DECKSCHICHT-VARIATIONEN	87
6.2 LICHTPARAMETER	92
6.2.1 BEWÖLKUNG	92
6.2.2 PHOTOSYNTHESE-LICHT-KOEFFIZIENT	96
6.2.3 1 WATT-LICHTSCHWELLE	99
6.3 ZOOPLANKTON-GRAZING	103
6.3.1 HALBSÄTTIGUNGSKONSTANTE	103
6.3.2 MAXIMALE FREERATE	103
6.3.3 KOMBINIERTER JAHRESGANG VON K_{zo} UND V_z	106
6.4 ABBAUPARAMETER UND SINKGESCHWINDIGKEIT	109
6.4.1 VERRINGERTE PHYTOPLANKTONMORTALITÄT	109
6.4.2 ERHÖHUNG DES DETRITUSABBAUS	110
6.4.3 VERRINGERTE SINKGESCHWINDIGKEIT DES SSD	112
7. ABSCHLIESSENDE BETRACHTUNGEN UND AUSBLICKE	115
7.1 HYDROGRAPHIE	115
7.2 TEMPERATUR	116
7.3 ZOOPLANKTON	116
7.4 REMINERALISIERUNG UND MIKROBIELLES NAHRUNGSNETZ	117
7.5 PRODUKTION UND SEDIMENTATION	119
7.6 SCHLUßBEMERKUNGEN	124
8. ZUSAMMENFASSUNG	126
9. LITERATURVERZEICHNIS	128
ANHANG	138

1. Einleitung

Die Veränderungen biologischer Prozesse im Pelagial, von der Primärproduktion bis hin zur Sedimentation, werden in erster Linie durch die physiko-chemischen Rahmenbedingungen in der Wassersäule gesteuert. Dazu gehört als primäre Größe die solare Einstrahlung, die eine Saisonalität in den pelagischen Systemstrukturen wie Durchmischungstiefen und biologische Lebenszyklen hervorruft. Eine komplexe Prozeßkette innerhalb des Nahrungsnetzes steuert die Struktur des biologischen Systems mit seinen Rückwirkungen auf physikalische und chemische Kompartimente. In der Biologischen Meereskunde stehen diese interaktiven Wechselwirkungen physiko-chemischer und biologischer Prozesse mit ihren unterschiedlichen Raum- und Zeitskalen im Vordergrund des Interesses. Ihre Erforschung wird jedoch durch eine große räumliche und zeitliche Variabilitäten der zu untersuchenden Größen erschwert. Hinzu kommen für viele Fragestellungen logistische Unzulänglichkeiten, die ein permanentes Problem der Unterbeprobung von Felddaten hervorrufen. Dies führt dazu, daß biologische Prozesse häufig den Verteilungen chemischer Parameter angepaßt werden müssen, was ihrer Vielfalt in keiner Weise gerecht wird. Experimentelle Ansätze bieten hier nur eine beschränkte Möglichkeit, Informationen über einzelne Bereiche des Systems zu erlangen. Ihre Ergebnisse sind jedoch oft nicht ohne Weiteres auf die Vorgänge im Pelagial zu übertragen, da sie auf Interaktionen eines sehr stark vereinfachten Systems beruhen, das die Spannweite der natürlichen Einflüsse nicht umfassen kann.

Die Ökosystemmodellierung bietet Alternativen zu aufwendigen *in situ* Beprobungen. Im Vordergrund stehen dabei Bestrebungen, mit Hilfe möglichst einfacher Formulierungen der Prozesse geeignete Ansätze für die Probennahme sowie die Interpretation und Auswertung der Daten zu finden. Einige Prozesse sind in ihren Funktionen bereits gut bekannt und mathematisch beschrieben worden. Mit zunehmender Komplexität der Lebensweise der Organismen ist auch deren Rolle im Ökosystem immer schwerer durch einfache Gleichungen auszudrücken und es bedarf entsprechend differenzierter Modellstrukturen, um eine adäquate Simulation des gesamten Systems zu erreichen. Dabei kommt es auf eine geeignete 'Kosten-Nutzen-Rechnung' an, unter der eine Reduktion der Parametrisierungen auf die wesentlichen Prozesse und Kompartimente des Systems zu verstehen ist. Dies führt dazu, daß geeignete Kompromisse in Form von Zusammenfassungen unterschiedlicher Prozesse bei der Parametrisierung gefunden werden müssen.

Die Art der Fragestellung führt dabei zu unterschiedlichen Modellstrukturen, deren Spannbreite von der Simulation 'einfacher' Prozesse wie der Futteraufnahme des Zooplanktons (z.B. Ambler, 1986) oder der Primärproduktion (z.B. Herman & Platt, 1986; Bidigare et al., 1987) über sogenannte Box-Modelle bis hin zu mehrdimensionalen Simulationsmodellen reicht (Platt et al., 1981). Sie unterscheiden sich in der Möglichkeit der räumlichen Auflösung, die verwendeten Zeitskalen sind jedoch für alle Modelle, abhängig von der Fragestellung, beliebig wählbar.

Boxmodelle ohne räumliche Auflösung werden häufig für die Simulation von Prozessen und Kompartimenten in der permanent durchmischten Schicht der Wassersäule (Deckschicht) verwendet. Einfach strukturierte Modelle zur Simulation saisonaler physikalisch-biologischer Zusammenhänge wie der Interaktionen unterschiedlicher Heterotropher oder des Stickstoffkreislaufs mit seinen wichtigsten Kompartimenten (z.B. Evans & Parslow, 1985; Frost, 1987; Fasham, 1990; Taylor & Joint, 1990; Steele & Henderson, 1992) werden dabei ebenso verwendet wie komplexe Systeme mit bis zu 17 Kompartimenten des Ökosystems (Pace et al., 1984, Taylor et al., 1993), die zum Teil physikalische Einflüsse weitgehend außer Acht lassen (Moloney & Field, 1991). Bei diesen Simulationen bleibt die räumliche Ausdehnung auf einen Punkt beschränkt.

Für die Simulation tiefenabhängiger biologischer Prozesse wie der Primärproduktion ist es notwendig, vertikale Strukturen eines Wasserkörpers zu simulieren. Eine solche eindimensionale (1D) Auflösung bietet darüber hinaus die Möglichkeit der Untersuchung spezifischer physikalisch-biologischer Wechselwirkungen wie beispielsweise des vertikalen Partikelflusses (z.B. Wassmann & Slagstad, 1993), des Einflusses variierender Deckschichttiefen auf die Phytoplanktonentwicklung (z.B. Taylor & Stephens, 1993; Wolf, 1991) oder der Aggregation und des Abbaus von Partikeln in der Wassersäule (z.B. Riebesell, 1992; Riebesell & Wolf-Gladrow, 1992). Laterale Effekte, deren Auswirkungen besonders bei der Messung der Sedimentation von Bedeutung ist, können mit dieser Modellstruktur nicht simuliert werden, da sich die räumliche Ausdehnung auf eine vertikale Achse beschränkt.

Die Kopplung biologischer und physikalischer Parametrisierungen in dreidimensionalen (3D) Modellen ermöglicht die Simulation der Systemveränderungen auf räumlichen Skalen, deren Ausdehnungen von begrenzten Untersuchungsgebieten (z.B. Hofmann & Ambler, 1988; Hofmann, 1988; Slagstad & Tande, 1990) bis zu Ozeanbecken reichen können (Fasham et al., 1993; Sarmiento et al., 1993). Solche Modelle bieten durch die Integration mesoskaliger bis großskaliger hydrographischer Zirkulationsmuster die Möglichkeit, z.B. den lateralen Stofftransport oder die horizontale Planktonverteilungen (Franks, 1992) zu simulieren.

Für die Integration dieser Modelle stehen zwei grundsätzlich unterschiedliche Methoden zur Verfügung. Ein wegen seiner Vernachlässigung oder starken Vereinfachung nicht-linearer Wechselwirkungen bevorzugtes Verfahren ist die Euler'sche Kontinuum-Methode. Sie ermöglicht durch eine Mittellung vor der Integration die Simulation einzelner Prozesse für eine ganze Population mit jeweils nur einer Differentialgleichung, wodurch sich geringe Simulationszeiten und technische Anforderungen ergeben. Individuelle physikalisch-chemische und physiologische Unterschiede der Variablen wie zellinterne Nährstoffreservoirs oder unterschiedliche Entwicklungsstadien werden mit dieser Methode jedoch vernachlässigt. Eine Alternative bietet die Lagrange'sche Ensemble-Methode (Woods & Onken, 1982; Wolf, 1991), die eine explizite Integration nicht-linearer Gleichungen ermöglicht, da ihre Variablen keiner vorhergehenden Mittellung unterliegen. Dies führt zu einer großen Anzahl von Variablen und es können relativ lange Simulationszeiten und großer Speicherbedarf benötigt werden. Andererseits bietet

sie die Möglichkeit Prozesse zu simulieren, bei denen die vergangene Entwicklung der individuellen Variablen eine Rolle spielt. Dies kann bei der Simulation von Planktonentwicklungen eine wichtige Rolle spielen, da sie durch das Nährstoff- bzw. Futterangebot nachhaltig beeinflusst werden kann.

Der Simulation saisonaler Veränderungen der Systemvariablen bei vorgegebenen Ausgangsbedingungen steht die inverse Modellierung gegenüber. Mit diesem Ansatz erfolgt eine, auf objektiven Methoden basierende Feinabstimmung von Modellen anhand assimilierter Felddaten. Ihre Schwierigkeit liegt in dieser Art der Anpassung, da durch dieses Verfahren der Einfluß vorgegebener Parametrisierungen vermindert wird.

Die Simulationsansätze richten sich nach der Art der Fragestellung. Neben dem Verständnis der Schlüsselprozesse bestimmter Vorgänge wie der Produktion oder Sedimentation und deren interaktiver Wechselwirkungen steht ein prognostischer Ansatz für die Untersuchung ökologischer Systeme im Vordergrund. Eine prognostische Zielsetzung kann bei geeigneten Parametrisierungen eine Vorhersage künftiger Entwicklungen einzelner Kompartimente oder ganzer Systeme sein. Darüber hinaus können mit Hilfe von Verfremdungseffekten, die extreme und/oder unrealistische Zustände einzelner Variablen voraussetzen, Erkenntnissen über die Grenzen plausibler Veränderungen unterschiedlicher Ökosystemkomponenten erlangt werden. Gezielte realistische Veränderungen sowie Abweichungen zwischen Modellergebnissen und Felddaten können zu einer Entwicklung von Thesen führen, die Anregung für weiterführende Felduntersuchungen geben. Auch bei der Verwendung von Satellitenbeobachtungen sind Modelle neben Feldbeobachtungen eine wichtige Stufe zur Kalkulation und Verifikation regionaler und globaler Daten (Platt & Sathyendranath, 1988; Campbell & Aarup, 1992). Indem sie Diskrepanzen zwischen Felddaten und Simulationen aufzeigen und die Entwicklung von Hypothesen zu pelagischen Prozessen und Strukturen anregen, unterstützen Modelle die Erkenntnisse aus Felduntersuchungen (Platt et al., 1981) und regen einen interaktiven Prozeß zwischen den modellierenden und messenden Disziplinen der Meereskunde an.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, zu diesen interdisziplinären Wechselwirkungen mit der Entwicklung eines 1D-Ökosystemmodell beizutragen, mit dem der saisonale Stickstoffkreislauf in der Norwegensee simuliert werden kann. Im Vordergrund stehen dabei die Beziehungen zwischen pelagischen Prozessen und vertikalem Partikelfluß. Diese werden aus den simulierten Wechselwirkungen verschiedener chemischer und biologischer Kompartimente abgeleitet und mit Felddaten validiert.

Hierfür steht ein umfangreicher Datensatz des Sonderforschungsbereiches 313 (SFB 313) der Universität Kiel zur Verfügung, der durch Daten des Deutschen Ozeanographischen Dienstes (DOD) sowie des Deutschen Wetterdienstes (DWD) ergänzt wird und im 2. Kapitel in einer Übersicht dargestellt wird. Die Struktur des Modells lehnt sich an die spezifischen Abläufe der Systementwicklung in der Norwegensee an und wird im 3. Kapitel ausführlich beschrieben. Zunächst wird versucht, diese Systementwicklung in ihren generellen saisonalen Zügen 'nachzusimulieren'. Die Ergebnisse eines

Standardlaufes werden im 4. Kapitel dargestellt und diskutiert. Diese Ergebnisse werden anschließend im 5. Kapitel mit den Felddaten aus Kapitel 2 verglichen und so das Modell validiert, um ein Maß für die Qualität des Modells zu erhalten. Der Datensatz des SFB 313 liefert hierfür eine zeitlich hoch aufgelöste Serie von Messungen des vertikalen Partikelflusses, die über mehrere Jahre in der Norwegensee erhoben worden ist. Dem stehen Punktmessungen unterschiedlicher Prozesse gegenüber, die durch Vertikalverteilungen verschiedener Kompartimente ergänzt werden. Weiterhin werden im 6. Kapitel durch gezielte Modifikationen einzelner Größen im modellierten Ökosystem Veränderungen hervorgerufen, deren Auswirkungen auf die Produktion und Sedimentation untersucht und diskutiert werden. Einer Bewertung der Ergebnisse des Standardlaufes und der Modellexperimente folgt im 7. Kapitel eine abschließende Diskussion einem Ausblick auf zukünftige Arbeiten.

2. Die Norwegensee

2.1 Geographische Lage und Hydrographie

Die Norwegensee kann aufgrund ihrer geographischen Lage zu den subarktischen Gebieten gezählt werden (Abbildung 1) und erreicht in ihren tiefsten Becken etwa 3400 m. Sie wird begrenzt durch die Islandsee im Westen und die Grönlandsee im Norden und Nordwesten, sowie durch den Nordatlantik und die Nordsee im Süden. Während an den Rändern der Norwegensee ein komplexes Zirkulationssystem vorliegt, verursacht durch den Norwegenstrom im Osten, den Ost-Islandstrom im Südwesten und den Jan-Mayen-Strom im Nordwesten, sind im zentralen Bereich, abgesehen von mesoskaligen Strukturen, relativ gleichförmige hydrographische Bedingungen anzutreffen (Clarke et al., 1990). In den Randbereichen der Norwegensee treten hydrographische Fronten auf, die Salzgehalts- und Temperaturgradienten zwischen 32.9 bis 36.1 psu bzw. 1.8 bis 11° C verursachen (Johannessen, 1986). Die Fronten markieren die Übergangsbereiche von warmem, salzreichen Atlantikwasser (AW) des Norwegenstromes sowie arktischem Oberflächenwasser (ASW) aus dem Jan-Mayenstrom und dem Ost-Islandstrom.

Die Dominanz des Atlantischen Wassers im zentralen Becken der Norwegensee (Swift, 1986) hat einen gedämpften Jahresgang der Temperatur zur Folge. Dadurch treten auch im Winter relativ hohe Temperaturen im Oberflächenwasser auf, die eine Bildung von Eis verhindern und ganzjährig stabile Dichteverhältnisse in der Norwegensee verursachen (Johannessen, 1986). Abhängig vom Ausmaß der saisonalen Abkühlung werden im Winter durch Vertikalkonvektion maximale Durchmischungstiefen von 150 - 500 m erreicht (Levitus, 1982; Swift, 1986; Clarke et al., 1990; Wassmann et al., 1991).

Die im folgenden dargestellten Daten zur Saisonalität biologischer, physikalischer und chemischer Größen, wurden im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 313 der Universität Kiel auf Ausfahrten in den Jahren 1986 bis 1994 an verschiedenen Stationen im zentralen Bereich der Norwegensee erhoben. Über mehrere Jahre in der zentralen Norwegensee (70°N, 0°W) verankerte Sinkstofffallen ermöglichen eine Quantifizierung des vertikalen Partikelflusses, wie er in diesem Kapitel dargestellt wird. Darüber hinaus wurden Daten von Levitus (1982), des Deutschen Hydrographischen Dienstes sowie des Deutschen Wetterdienstes für die Kalkulation der winterlichen Konvektion verwendet. Die in diesem Kapitel dargestellten Vertikalverteilungen einiger Kompartimente und Prozesse dienen dazu, einen Jahresgang dieser Größen zu rekonstruieren, der für eine spätere Validierung der Modellergebnisse benötigt wird.

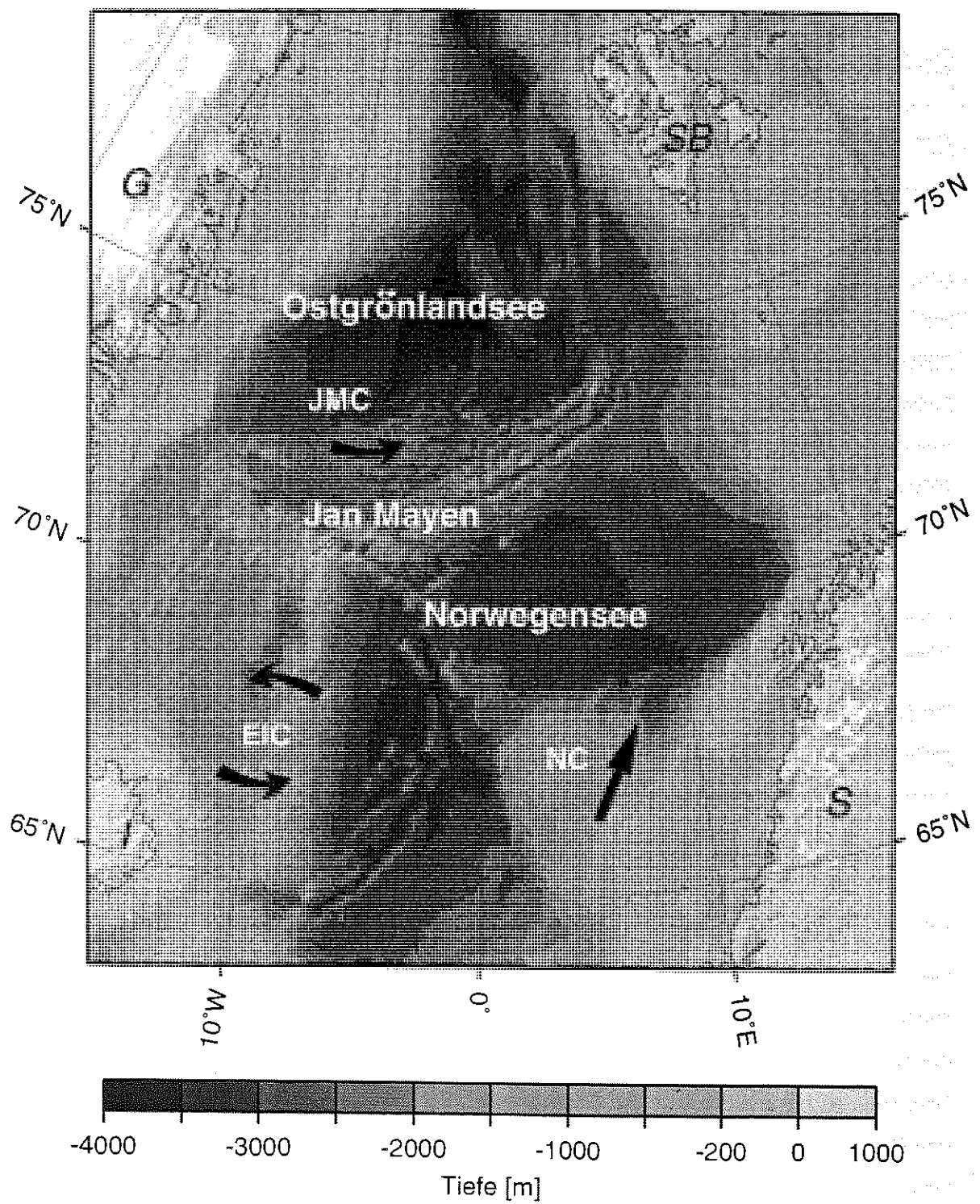


Abbildung 1: Das Arbeitsgebiet im Europäischen Nordmeer (G: Grönland; I: Island; S: Skandinavien; SB: Spitzbergen; JM: Jan-Mayen; EIC: Ost-Islandstrom; NC: Norwegenstrom)

Zunächst soll auf die saisonale Temperatur- und Salzgehaltscharakteristik der Norwegensee eingegangen werden. Besonders im Sommer kann aufgrund von Temperatur- und Salzgehaltsgradienten eine vertikale Dichteschichtung beobachtet werden, die zu einer Stabilisierung der Wassersäule führt. Dabei bildet sich im oberen Bereich der Wassersäule eine, durch Turbulenz homogen durchmischte Schicht (im folgenden als Deckschicht bezeichnet), deren Tiefe eine für das Planktonwachstum entscheidende Größe im Pelagial darstellt (Sverdrup, 1953).

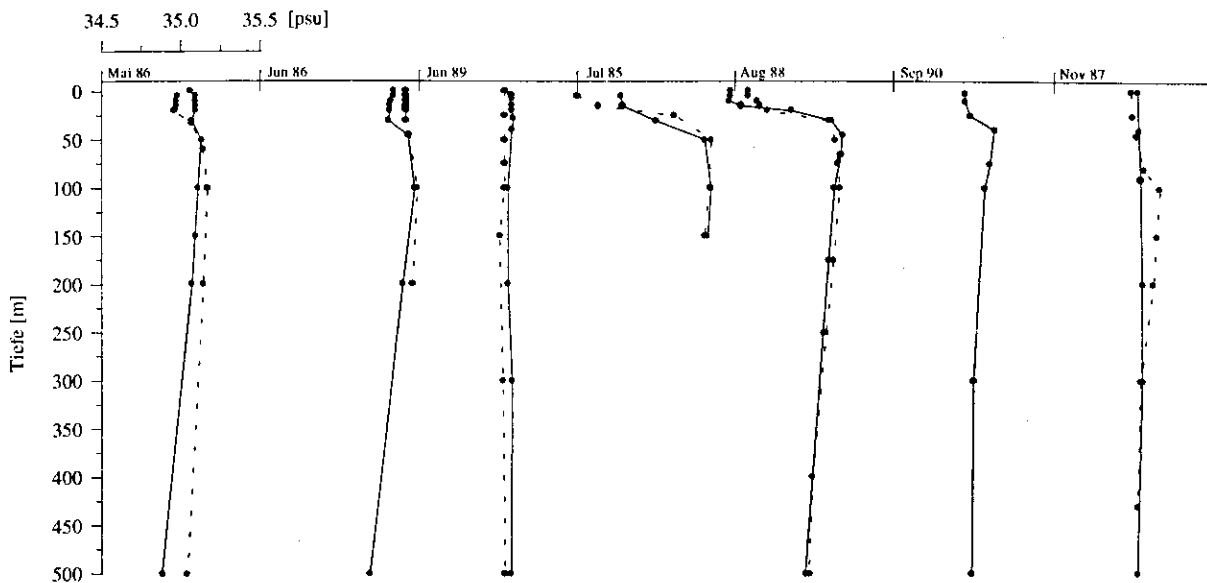


Abbildung 2: Tiefenprofile des Salzgehaltes in der Norwegensee; Darstellung unterschiedlicher Jahreszeiten

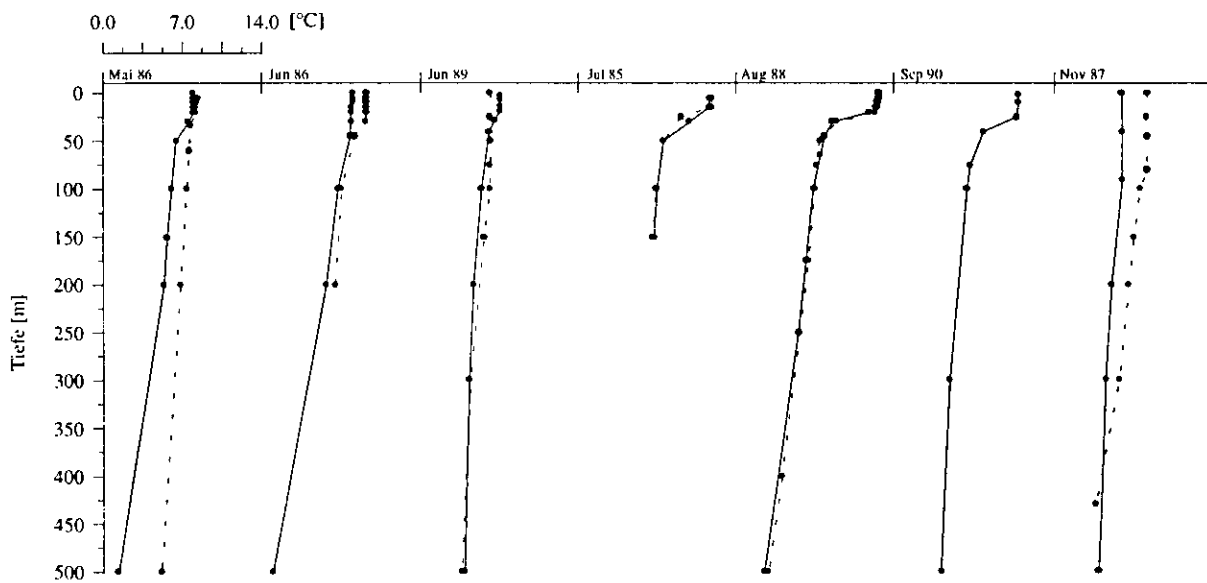


Abbildung 3: Tiefenprofile der Temperatur in der Norwegensee; Darstellung unterschiedlicher Jahreszeiten

Vertikale Salzgehaltsgradienten über einen Bereich von 34.5 bis 35.1 psu sind beispielhaft in Abbildung 2 dargestellt. Niedrige Salzgehalte im Oberflächenwasser werden dabei durch den Einfluß des Norwegischen Küstenstromes (NCC) verursacht und führen zu einer Stabilisierung der Wassersäule. Auch die vertikale Temperaturverteilung spielt für die Ausprägung einer stabilen Deckschicht eine wesentliche Rolle. Im Jahresverlauf können Temperaturschwankungen von etwa 6°C beobachtet werden (Abbildung 3), die im Sommer zu starken Temperaturgradienten in der oberen Wassersäule führen. Mit einem Temperaturgradienten-Kriterium von 0.1°C über ein Tiefenintervall der für die Kalkulation der Deckschicht zur Verfügung stehenden Werte aus diskreten Tiefen, wurde die Tiefe der saisonalen Deckschicht bestimmt, wie sie im folgenden dargestellt wird. Oberflächentemperaturen unter 3°C und sehr geringe vertikale Temperaturgradienten im April (Levitus, 1982) weisen auf geringe Dichtegradienten und damit auf größte Durchmischungstiefen hin (Abbildung 3).

Im weiteren Jahresgang kommt es aufgrund zunehmender Einstrahlung zu steigenden Oberflächentemperaturen und damit zu einer stetigen Verflachung der Deckschicht, die im Juli und August bei maximalen Temperaturen über 12°C mit 5 bis 10 m ihre geringsten Tiefen und stärksten Dichtegradienten aufweist. Ab September wird durch die einsetzende Abkühlung der Atmosphäre eine stetige Vertiefung der Deckschicht eingeleitet, die ihre maximale Tiefe im April erreicht. Wie sich aus den vorhandenen Daten ergibt, können bereits im Mai und Juni sehr geringe Deckschichttiefen von weniger als 25 m auftreten. Auch die Datensätze aus dem November zeigen noch relativ geringe Deckschichttiefen von weniger als 50 m, wie sie auch von Levitus (1982) beschrieben werden. Ein mittlerer Jahresgang der Deckschichttiefe aus dem Levitus-Datensatz ist in Abbildung 4 dargestellt.

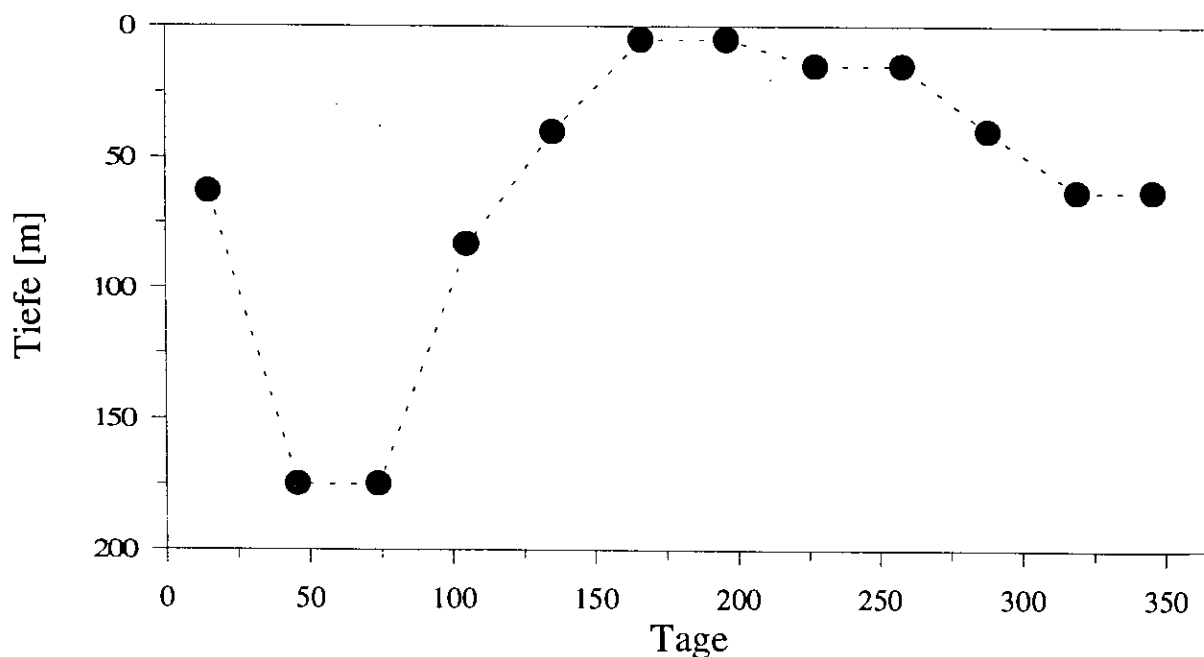


Abbildung 4: Mittlerer Jahresgang der Deckschichttiefe nach Levitus (1982), berechnet mit einem 0.1°C -Temperaturgradienten-Kriterium

2.2 Nährstoffe im Jahresgang

Im späten Winter (Februar/März) werden in der Deckschicht der Norwegensee Nitratkonzentrationen von $12 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ und Silikatkonzentrationen von $6 \text{ mmol SiO}_2 \text{ m}^{-3}$ vorgefunden (Abbildung 5). Mit zunehmender Tiefe steigen die Nitratkonzentrationen bis auf Werte über $17 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ an. Im Jahresverlauf kommt es mit zunehmender Stratifizierung durch Phytoplanktonwachstum zur Nährstoffzehrung, die sich in ausgeprägten vertikalen Nitrat- und Silikatgradienten widerspiegelt (Abbildung 5 und 6). Die Nährstoffabnahme in der Deckschicht ist dabei über einen mehrwöchigen Zeitraum zu verfolgen.

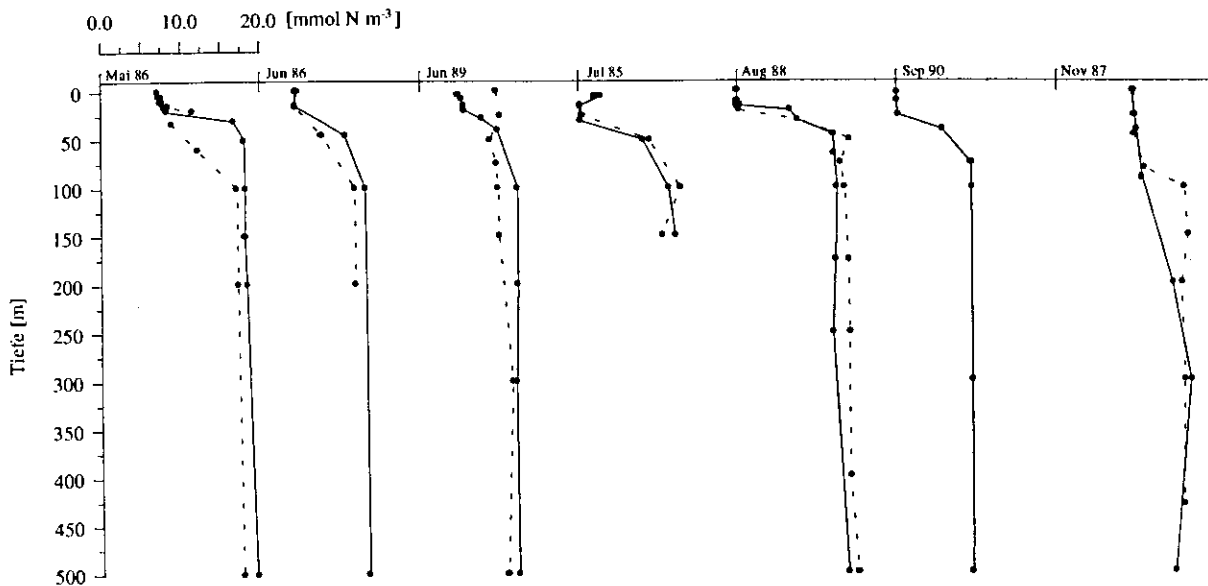


Abbildung 5: Tiefenprofile der Nitratkonzentration in der Norwegensee; Darstellung unterschiedlicher Jahreszeiten

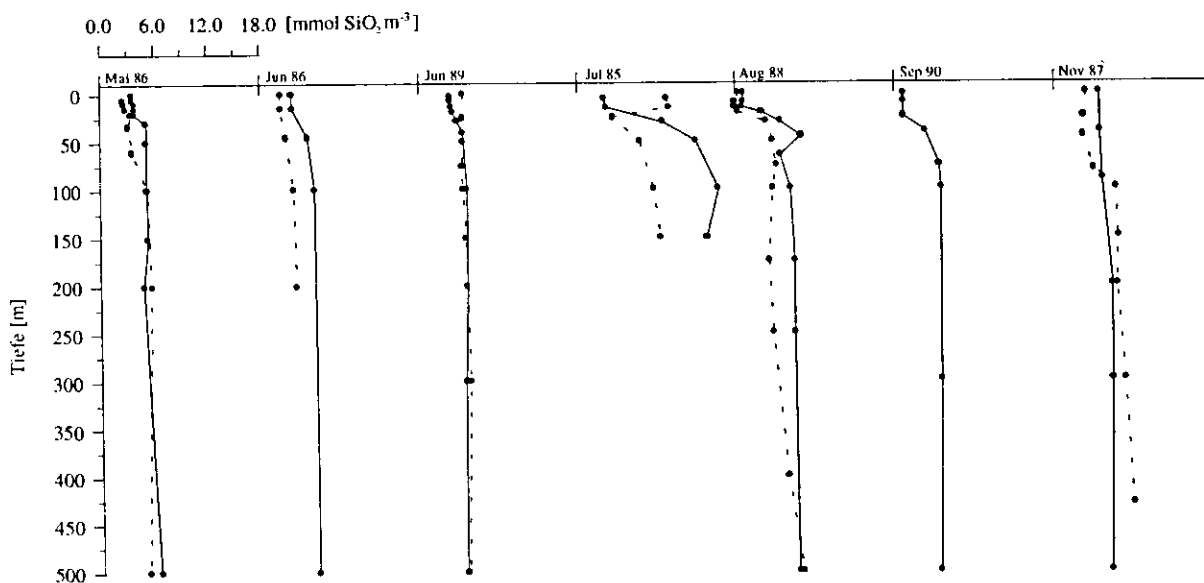


Abbildung 6: Tiefenprofile der Silikatkonzentration in der Norwegensee; Darstellung unterschiedlicher Jahreszeiten

Erst im August und September wurden Nitrat- und Silikatminima von weniger als $2 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ bzw. weniger als $1 \text{ mmol SiO}_2 \text{ m}^{-3}$ in der Deckschicht gemessen. Die totale Zehrung des Nitrats kann unter Berücksichtigung der räumlichen und interannuellen Schwankungen nicht als typisches Merkmal für die Deckschicht der Norwegensee angesehen werden. Im Herbst kommt es durch die einsetzende vertikale Durchmischung der Wassersäule wieder zu einer Erhöhung der Nährstoffkonzentrationen in der Deckschicht, wie die Nitratkonzentrationen von mehr als $10 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ im November verdeutlichen.

2.3 Die Planktonentwicklung

Der Jahresgang des partikulären Silikats (PSi), als Indikator für die Präsenz von Diatomeen in der Wassersäule, zeigt steigende Konzentrationen größer als $0.4 \text{ mmol PSi m}^{-3}$ in der Deckschicht bei gleichzeitiger Abnahme des gelösten Silikats sowie ausgeprägte vertikale Gradienten im Mai und Juni (Abbildung 7). Dieser Verlauf weist auf das Wachstum von Diatomeen im Frühjahr hin, die in ihrer Entwicklung aber keine 'klassische' Diatomeen-Frühjahrsblüte darstellen, was von Peinert et al. (1987) durch die Messung hoher Nitratzehrung bei gleichzeitig niedrigem Silikatverbrauch über einen mehrwöchigen Zeitraum sowie mikroskopische Analysen beschrieben wurde. Auch der weitere Verlauf der Systementwicklung zeigt keine Dominanz der Diatomeen (Paasche, 1954; Ramsfjell, 1960; Peinert et al., 1987; Peinert et al., 1989).

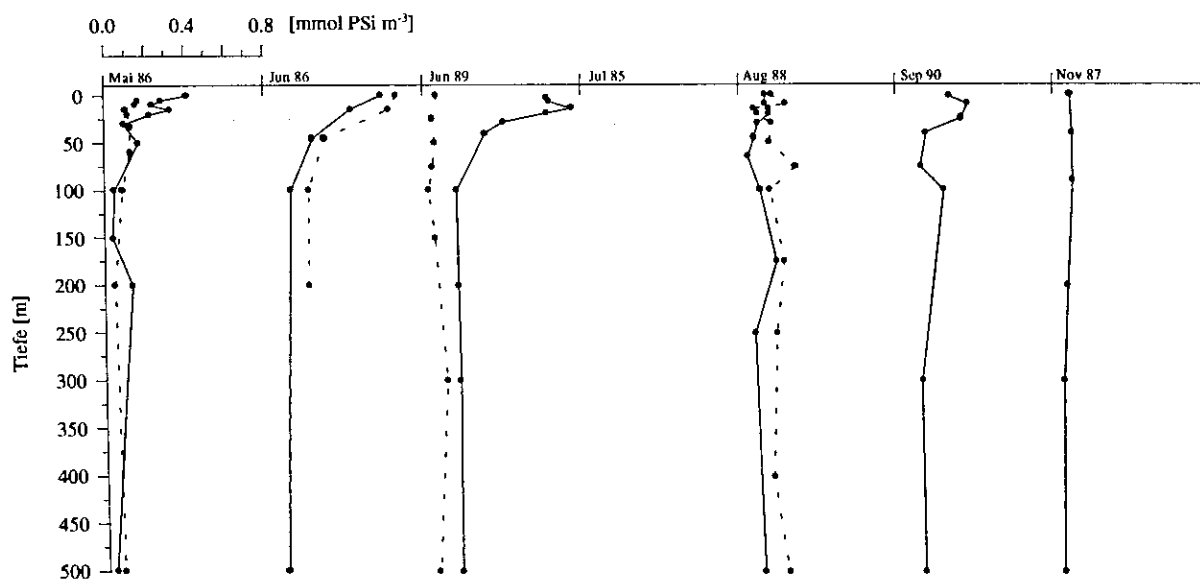


Abbildung 7: Tiefenprofile der Konzentration partikulären Silikats (Psi) in der Norwegensee; Darstellung unterschiedlicher Jahreszeiten

Wie Peinert et al. (1987) und Wassmann et al. (1991) beschreiben, wird die Phytoplanktonpopulation im Frühjahr von Mikroautotrophen und -heterotrophen dominiert. Während das Frühjahr mit bis zu $4 \text{ mg Chl a m}^{-3}$ relativ hohe Chlorophyllkonzentrationen aufweist, ist der Sommer durch niedrige

Konzentrationen unter $0.5 \text{ mg Chl a m}^{-3}$ in der Deckschicht gekennzeichnet (Abbildung 8). Die von Peinert et al. (1987) beschriebenen Verhältnisse von partikulärem organischen Kohlenstoff (POC) zu Chlorophyll a, die zu Beginn der Planktonentwicklung Werte zwischen 110 und 230 annehmen, stehen im Gegensatz zu blüten-typischen Verhältnissen von unter 30 bis 50 (Parsons et al, 1982) und deuten auf einen hohen Detritusgehalt hin.

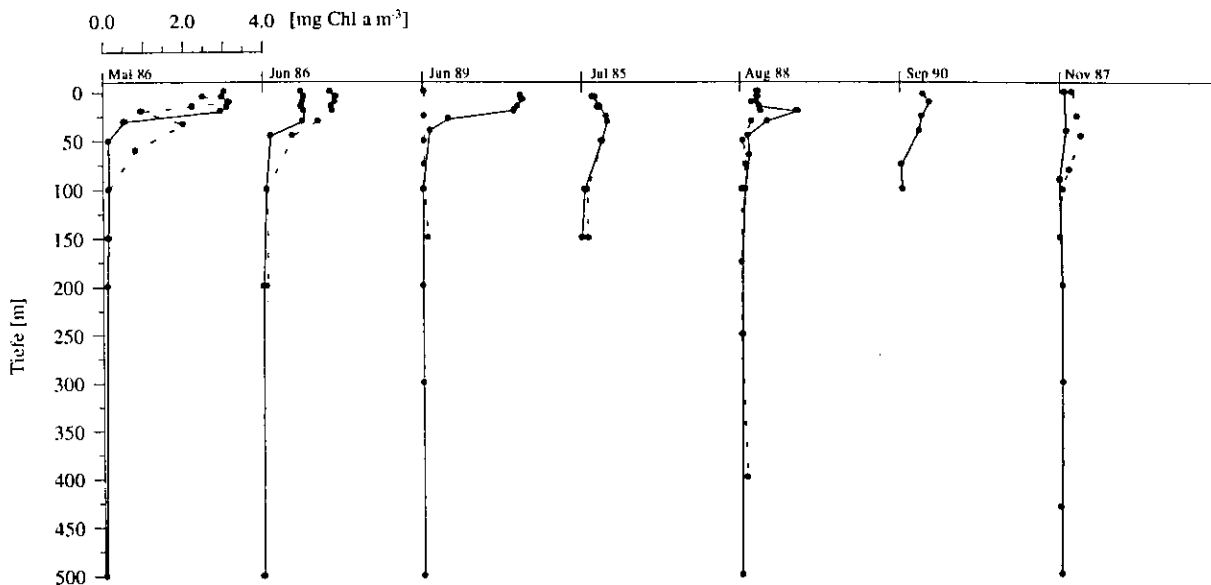


Abbildung 8: Tiefenprofile der Chlorophyllkonzentration in der Norwegensee; Darstellung unterschiedlicher Jahreszeiten

Die oben beschriebene Verteilung des PSl in der Wassersäule hat sich im späten Sommer (August) aufgelöst. In der durchmischten Schicht werden niedrige PSl-Konzentrationen unter $0.2 \text{ mmol PSl m}^{-3}$ und gleichzeitig niedrige Chlorophyllkonzentrationen um $0.5 \text{ mg Chl m}^{-3}$ festgestellt (Abbildung 8). Bathmann et al. (1991) fanden ein System, das deutlich von Phytoplankton mit einem Durchmesser kleiner $10 \mu\text{m}$ dominiert wurde, während der Anteil großer Diatomeen größer $20 \mu\text{m}$ nur gering war, wodurch die niedrigen Konzentrationen des PSl und des Chlorophylls erklärt werden können. Im weiteren Verlauf der Entwicklung des Systems erhöhte sich auch das POC:Chl-Verhältnis auf Werte über 320 (Smayda, 1980; Peinert et al., 1987), was den niedrigen Anteil 'frischen' Phytoplanktons am suspendierten POC in der Deckschicht verdeutlicht. Das Mikrozooplankton (kleiner $200 \mu\text{m}$) wurde von Ciliaten bestimmt, die bis zu 60 % des Phytoplanktongehaltes pro Tag konsumierten.

Das Konzept der physikalisch kontrollierten Phytoplankton-Frühjahrsblüte, wie es von verschiedenen Autoren beschrieben wird (Sverdrup, 1953; Billet et al., 1983; Walsh, 1983; Smetacek, 1984; Peinert et al., 1989; Wassmann et al., 1991) und für den Nordatlantik als generell gültig angesehen wird (Parsons & Lalli, 1988), kann für die Norwegensee nicht generell angewendet werden (Bodungen et al., 1995). Bereits zu Beginn der Wachstumsperiode im Frühjahr wird das pelagische System von calanoiden

Copepoden, überwiegend *Calanus finmarchicus*, kontrolliert (Wiborg, 1960; Lie, 1968; Peinert et al., 1989; Bathmann et al., 1990; Wassmann et al., 1991) die dadurch eine Akkumulation des Phytoplanktons verhindern. Dieser Effekt wird überwiegend durch die ontogenetische Vertikalwanderung der Copepoden hervorgerufen und ihre saisonale Verteilung verstärkt, wie sie von Noji (1989) und Bathmann et al. (1990) beschrieben wurde.

Noji (1989) fand im späten Winter (Februar) und damit vor Beginn der ontogenetischen Vertikalwanderung der Copepoden, zwei verschiedene Populationen von *Calanus finmarchicus* in unterschiedlichen Tiefen (Abbildung 9). Versuche haben gezeigt, daß sich Tiere aus den tiefen Schichten der Wassersäule im Stadium einer Diapause befanden, während Tiere aus den oberflächennahen Schichten mit schnell ansteigender Ingestionsrate auf ein gestiegenes Futterangebot reagierten. Entscheidender für die Dynamik der saisonalen Phytoplanktonentwicklung ist der Beginn der ontogenetischen Vertikalwanderung der Copepoden. Dieser kann interannuell über einen Zeitraum von Wochen bis Monaten variieren (Lie, 1968), wodurch in Jahren niedriger Zooplanktonabundanzen im Frühjahr in der Deckschicht durchaus 'klassische' Frühjahrsblüten des Phytoplanktons beobachtet werden können (Bodungen et al., 1991b). Damit wird deutlich, daß der Einfluß des Mikrozooplanktons auf die Entwicklung des Systems im Frühjahr eher gering einzuschätzen ist; seine Bedeutung nimmt erst zum Sommer hin zu (Noji, 1989; Antia, 1991).

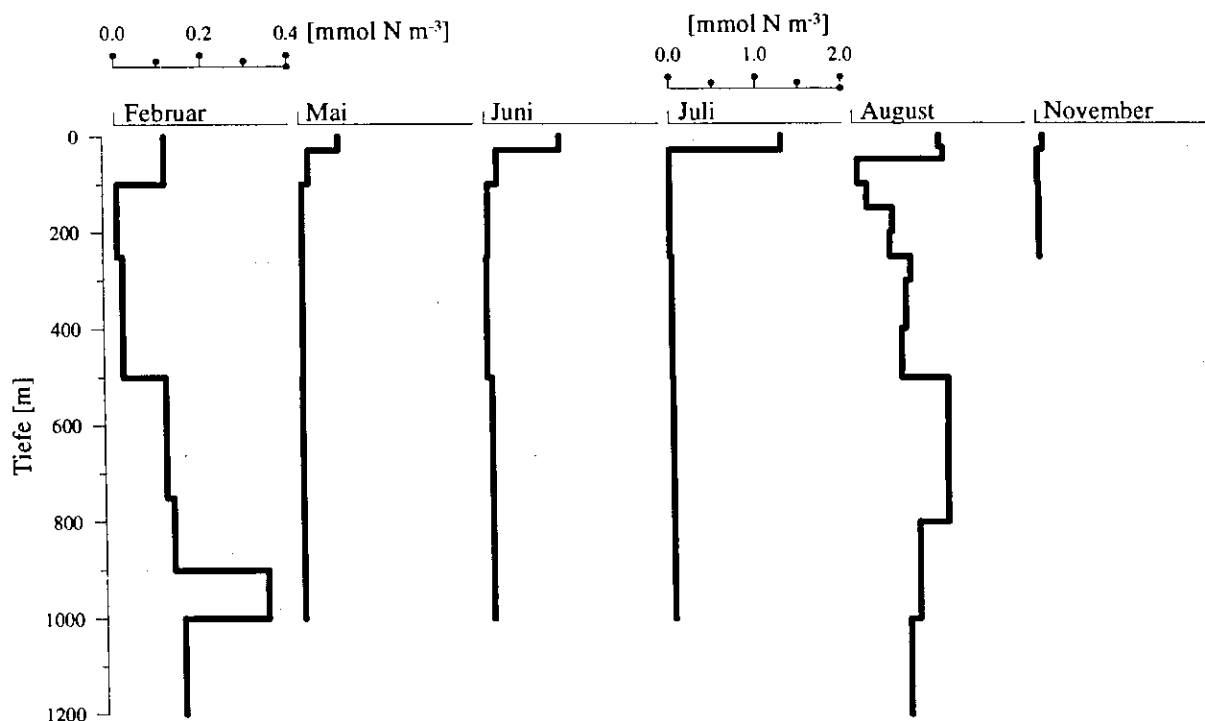


Abbildung 9: Vertikalverteilung der Copepoden (*Calanus finmarchicus*) im Jahresgang (nach Noji, 1989)

Nach der ontogenetischen Vertikalwanderung der Copepoden im Frühjahr, die zu Abundanzen von etwa 105 Ind. m^{-3} und Biomassen von $0.1 \text{ mmol N m}^{-3}$ in der Deckschicht führt, können von Mai bis Juli zunehmende Abundanzen von Nauplien und jungen Copepoditstadien beobachtet werden (bis 1150 Ind. m^{-3} , entspricht $1.3 \text{ mmol N m}^{-3}$). Bereits im Juli ist ein deutlicher Rückgang sowohl der adulten als auch der juvenilen Stadien zu erkennen (Abbildung 9; Peinert et al., 1987; Noji, 1989). Während des Winters führen die unterschiedlichen Überwinterungsstrategien von *Calanus finmarchicus* zu einer Aufteilung in einen kleinen, aktiven Bestand im Oberflächenwasser (100 Ind. m^{-3} , $0.1 \text{ mmol N m}^{-3}$, 100 m Tiefe) und einen großen, inaktiven Bestand im Tiefenwasser (300 Ind. m^{-3} , $0.35 \text{ mmol N m}^{-3}$, 900 m Tiefe) führt (Noji, 1989).

Die Abnahme der Copepoden als potentielle Fresser in der Deckschicht wird im Sommer zum Teil durch ein vermehrtes Auftreten der Pteropoden *Limacina retroversa* kompensiert (Bathmann et al., 1991), die über den Nordatlantikstrom aus dem Nordatlantik in die Norwegensee verdriftet werden (Johannessen, 1986; Bathmann et al., 1991). Ihre spezifische Ernährungsökologie (Bathmann et al., 1991) führt zu einer starken Zehrung und anschließendem Export der Phytoplankton- und Detritusbiomasse aus der Deckschicht durch Sedimentation. Nach ihrer Reproduktionsphase im Spätsommer nimmt die Abundanz der Pteropoden in der Deckschicht zum Winter hin ab. Für den weiteren Lebenszyklus wurde festgestellt, dass die Anzahl der überwinternden Pteropoden in der Norwegensee sehr gering ist (Bathmann et al., 1991).

2.4 Primärproduktion

Die Extraktion typischer Tiefenprofile gemessener Raten aus Datensätzen stellt sich als besonders schwierig dar, da die Abweichungen, aufgrund starker biotischer und abiotischer Einflüsse, große Spannbreiten zwischen den einzelnen Messungen bewirken können, was durch das Problem des Untersammelns noch verstärkt wird.

Primärproduktionsraten im Mai und Juni zeigen hohe Werte bis maximal $143 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, die im Mittel etwa $56 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ erreichen. Dabei sind scharfe Vertikalgradienten zu erkennen, die auf eine Lichtlimitierung des Phytoplanktons in den tieferen Wasserschichten hinweisen (Abbildung 10). Die hohen Produktionsraten führen zu Assimilationszahlen von 1 bis $2 \text{ mg C mg Chl a}^{-1} \text{ h}^{-1}$, wie sie für aktive Frühljahrsblüten typisch sind. Die Assimilationszahlen bestätigen auch den guten physiologischen Zustand der Phytoplanktonzellen (Peinert et al., 1987).

Die hohen Produktionsraten bei gleichzeitig langsamer Abnahme der Nährstoffe Nitrat und Silikat machen deutlich, daß sich bereits früh im Jahr ein komplexes pelagisches System mit einem hohen Anteil regenerierter Produktion (Dugdale & Goering, 1967; Eppley & Peterson, 1979; Bodungen, 1989) und einem niedrigen f-ratio (Eppley & Peterson, 1979) etabliert hat (Bodungen et al., 1995). An dieser Stelle sei kurz auf das Konzept der Neuen und Regenerierten Produktion verwiesen. Nach Dugdale & Goering (1967) und Eppley & Peterson (1979) basiert die Neue Produktion, bezogen auf

das planktische System der Deckschicht, auf der Aufnahme allochthoner Nährstoffe, die nur durch Prozesse wie Diffusion (insbesondere Eddy-Diffusion) und entrainment (Kraus & Turner, 1967), atmosphärischen Eintrag (Knap et al., 1986) oder Stickstofffixierung (Carpenter & Capone, 1988) dem System zur Verfügung gestellt werden können. Für das Ammonium können diese Prozesse weitgehend vernachlässigt werden (Eppley, 1981), wodurch das Nitrat als wichtigste Quelle allochthonen Stickstoffs fungiert. Die Regenerierte Produktion basiert dagegen auf der Aufnahme autochthoner Nährstoffe. Diese Nährstoffe können nur in der Deckschicht durch Remineralisierungsprozesse dem Phytoplankton wieder zugänglich gemacht werden. Das f-ratio gibt dabei das Verhältnis von Neuer zur Gesamt Produktion an und ist damit ein Maß für die Wahrscheinlichkeit, daß ein bestimmter Nährstoff durch Neue Produktion assimiliert wird.

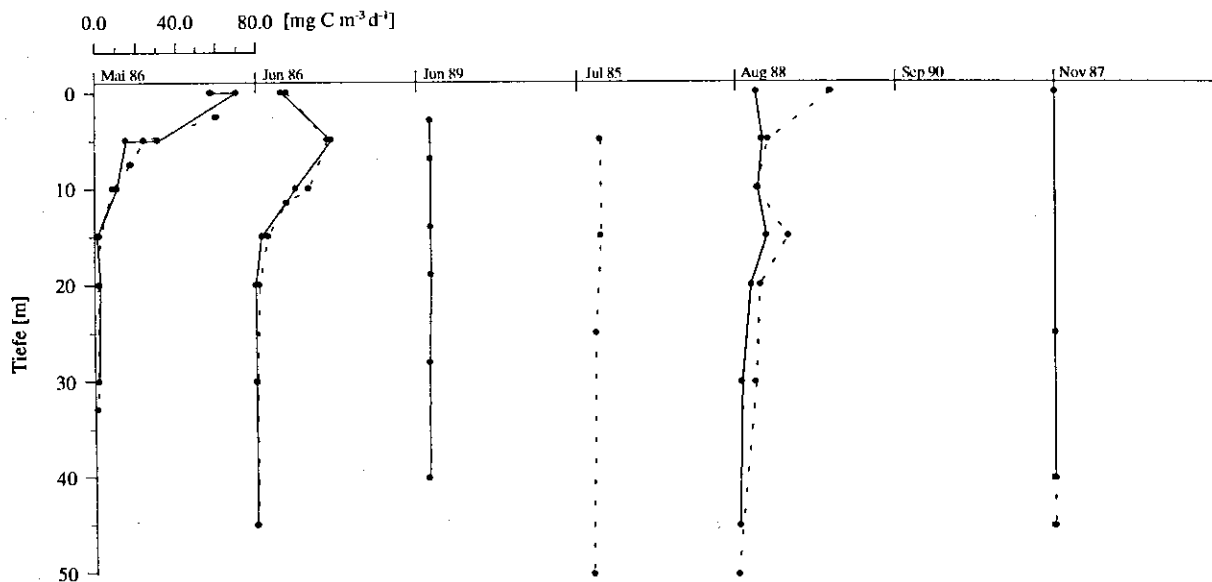


Abbildung 10: Tiefenprofile der Primärproduktion in der Norwegensee; Darstellung unterschiedlicher Jahreszeiten

Im August zeigen die vertikalen Verteilungen der Produktionsraten nur sehr schwach ausgeprägte Gradienten mit mittleren Raten von $20 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Abbildung 10). Da erst im August eine weitgehende Zehrung der Nährstoffe stattgefunden hat (s.o.), ist während der gesamten Wachstumsperiode des Phytoplanktons mit einem relativ geringen Anteil Neuer Produktion zu rechnen. Koeve (1992) gibt für die Norwegensee über die gesamte Wachstumsperiode relativ gleichmäßige Raten der Neuen Produktion von 1.6 bis $4.0 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mit maximalen Anteilen zur Zeit der Phytoplanktonentwicklung im Frühjahr, an. Diese ergeben mit dem Kohlenstoff-Stickstoff-Aufnahmeverhältnis von 6.6:1 (Redfield, 1934, Redfield et al., 1963) für das Phytoplankton Kohlenstoff-assimilationsraten von 127 bis $318 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, woraus sich ein f-ratio von 0.3 bis 0.8 für das Frühjahr und 0.4 bis 0.5 für den Spätsommer errechnen läßt.

2.5 Saisonale Sedimentationsmuster

Die Sedimentationsraten aus Messung mit Sinkstofffallen, wie sie im Rahmen des SFB 313 über einen Zeitraum von sieben Jahren durchgeführt worden sind, werden seit vielen Jahren kontrovers diskutiert (Zeitzschel et al., 1978; Butman, 1986; Siegel et al., 1990; Bodungen et al., 1991a; Honjo et al., 1992; Buesseler et al., 1994). Der jahreszeitliche Verlauf der Stickstoff-Sedimentation ist für die verschiedenen Tiefen in Abbildung 11 dargestellt. Dabei gibt jeder dargestellte Punkt einen Mittelwert der täglichen Rate des jeweiligen Fangintervalls an.

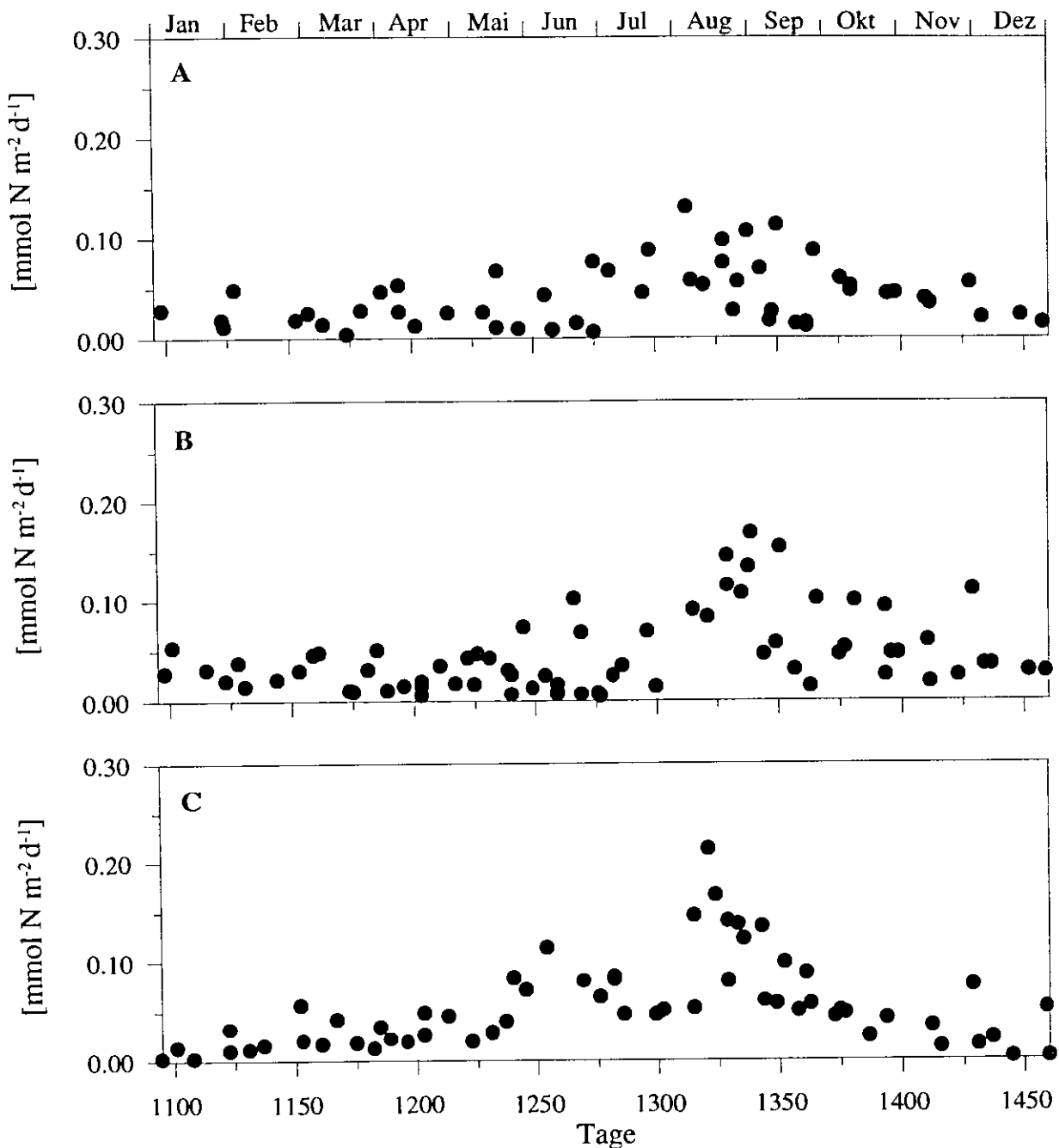


Abbildung 11: Sedimentation von organischem Stickstoff in der Norwegensee für die Tiefen 500 m (A), 1000 m (B) und 3000 m (C)

Auf gleichmäßig niedrige Stickstoff-Sedimentationsraten bis in den frühen Sommer hinein folgt eine Steigerung der Sedimentation bis zum Juli/August, die sich mit Raten von etwa $0.2 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ bis in Wassertiefen von 3000 m verfolgen läßt. Die große Streuung der in Abbildung 11 dargestellten Raten ist auf die interannuelle Variabilität der Sedimentation zurückzuführen, die sich überwiegend in den erreichten Quantitäten niederschlägt.

Das jahreszeitliche Muster zeigt dagegen über den gesamten Zeitraum der Messungen nur sehr geringe Abweichungen. Das für ozeanische Seegebiete zu erwartende Maximum der Stickstoff-Sedimentation im Frühjahr (Peinert et al., 1989, Bodungen et al., 1995) kann in der Norwegensee nicht beobachtet werden. Die enge Kopplung der Freßaktivität des Zooplanktons an das Phytoplanktonwachstums im Frühjahr und damit die frühe Etablierung eines komplexen pelagischen Systems, wie es oben beschrieben wurde, verhindert sehr effektiv einen schnellen Aufbau der Phytoplanktonpopulation und dadurch eine schnelle Sedimentation von Phytodetritus in größere Wassertiefen (Bodungen et al., 1995).

Eine hohe Abundanz von potentiellen Fressern in der Wassersäule führt bei ausreichendem Futterangebot zu einer hohen Konzentration von egestiertem Material (im folgenden als Kotballen oder fecal pellets bezeichnet). Kotballen des calanoiden Copepoden *Calanus finmarchicus* erreichen aufgrund ihrer Größe und Beschaffenheit Sinkgeschwindigkeiten von mehr als 100 m d^{-1} (Smayda, 1970; McCave, 1984; Noji, 1989; Bodungen et al., 1995) und sind somit ein wichtiges Transportmedium für exportiertes Material und potentiell geeignet, starke Sedimentationsereignisse hervorzurufen (Honjo et al., 1988).

Mikroskopische Untersuchungen des sedimentierten Materials haben jedoch gezeigt, daß während des gesamten Jahres nur ein sehr geringer Anteil intakter Kotballen aus der produktiven Schicht der Wassersäule exportiert wurde (Bathmann et al., 1987; Noji, 1989; Bodungen et al., 1995). Dieses Phänomen kann durch verschiedene Mechanismen wie Coprophagie (Reingestion der Koptballen) und Coprorhexie (Zerkleinerung durch Freßaktivität) erklärt werden. Durch eine Zerkleinerung und Modifikation der Partikel verringert sich ihre Sinkgeschwindigkeit, wodurch ihre Aufenthaltszeit in den biologisch aktiven Bereichen der Wassersäule verlängert und ein erhöhter Abbau ermöglicht wird (Lampitt et al., 1990; Noji, 1991a; Noji, 1991b; Noji et al., 1991). Neben verschiedenen Kotballen, die in ihrer Form und Größe variieren, können im sedimentierten Material auch hartschalige Protozoen wie Foraminiferen beobachtet werden (Antia, 1991), deren quantitative Bedeutung nicht zu vernachlässigen ist, aufgrund fehlender Biomasseberechnungen aber hier nicht weiter berücksichtigt werden kann.

Erst im Spätsommer, mit Beginn des ontogenetischen Abwanderns der Copepoden in größere Tiefen und dadurch dem Fehlen der Mechanismen, die eine Retention der Partikel in den oberen Schichten der Wassersäule verursachen, sowie dem saisonalen Absterben der Pteropoden, kann ein erhöhter Partikelfluß beobachtet werden (Honjo, 1988; Bathmann et al., 1991; Bodungen et al., 1995). Die Zusammensetzung des Materials in den unterschiedlichen Tiefen zeigt hier eine Zunahme der

Protozoen sowie juveniler Pteropoden (Bathmann et al., 1990b), während die Sedimentation von Kotballen stark zurückgeht. Das zeitliche Muster des Partikelflusses in der Norwegensee wird damit überwiegend durch biologische Kontrollmechanismen gesteuert (Wassmann et al., 1991; Bodungen et al., 1995).

Die Zunahme des Partikelflusses mit der Tiefe (Abbildung 11), wie sie in der Norwegensee beobachtet wurde, kann nur mit lateral advektiertem Material erklärt werden. Die unterschiedliche Zusammensetzung der Sedimente am Ort der Verankerung und der, direkt über dem Meeresboden gewonnenen Sinkstoffe, lassen eine Resuspension von sedimentiertem Material der Sedimentoberfläche als unwahrscheinlich erscheinen (Walsh et al., 1988; Bodungen et al., 1995). Der Ursprung des gefundenen Materials kann daher nur mit resuspendiertem Material erklärt werden, das sich als intermediäre Trübungsschicht vom Kontinentalhang abgelöst, bis in die Becken der Norwegensee ausbreitet (Bodungen et al., 1991a; Blaume, 1992).

2.6 Rekonstruktion der Jahresgänge

Die Tiefenprofile der Variablen ermöglichen nur ansatzweise die Rekonstruktion eines Jahresganges, der für eine Validierung des in den folgenden Kapiteln beschriebenen Modells benötigt wird. Der limitierte Datensatz läßt bei der Rekonstruktion keine monatliche Auflösung zu. Es können aber drei unterschiedliche saisonale Systemzustände charakterisiert werden, die in ihrer Sukzession einen typischen Jahresgang darstellen. Diese Systeme werden dabei sowohl durch den Jahresgang der solaren Einstrahlung, als auch durch wiederholt auftretende meteorologische und hydrographische Ereignisse beeinflusst.

Als Frühjahrsphase kann aus den Mai- und Juni-Profilen eine Zeit aktiver Phytoplanktonpopulationen mit hohen Primärproduktionsraten sowie hohen Chlorophyll- und Nährstoffkonzentrationen in der Wassersäule rekonstruiert werden.

Eine Sommerphase mit niedrigen Nährstoff- und Chlorophyllkonzentrationen, mittleren Produktionsraten sowie einer ausgeprägten heterotrophen Planktongemeinschaft, kann als anschließender Systemzustand aus den Juli- und August-Profilen rekonstruiert werden.

Große Deckschichttiefen und hohe Nährstoffkonzentrationen sowie homogen verteilte partikuläre Kompartimente und das Fehlen der Primärproduktion kennzeichnen das Wintersystem in der Norwegensee. Dieses konnte aus den November-Profilen rekonstruiert werden.

Eine Übergangsphase zum Winter kann aufgrund des geringen Datensatzes nicht explizit charakterisiert werden.

2.7 Jahresintegrale

In den folgenden Tabellen sind die Jahresintegrale der Primärproduktion und der Sedimentation dargestellt, wie sie für eine spätere Validierung des Modells benötigt werden. Aufgrund des lückenhaften SFB-Datensatzes der Produktionsmessungen kann keine Berechnung der Jahresproduktion vorgenommen werden. Deshalb wurde auf Kalkulationen von Rey (1981) zurückgegriffen (Tabelle 1). Die von Koeve (1992) angegebenen Raten der Neuen Produktion basieren auf Berechnungen, die über die Nitratzehrung in der Deckschicht im Frühjahr kalkuliert wurden (Yentsch, 1990). Die Sedimentation zeigt relativ große interannuelle Schwankungen. Zur Berechnung des lateral advektierten resuspendierten Anteils am Partikelfluß in 3000 m Tiefe werden die Raten in 1000 m von denen in 3000 m subtrahiert, da von einer Abnahme der Sedimentation mit der Tiefe ausgegangen wird (Bodungen et al., 1995). Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 dargestellt.

Tabelle 1: Jahresintegral der Gesamt Produktion und der Neuen Produktion des Phytoplanktons

Gesamt Produktion [g C m ⁻² a ⁻¹]	90	Rey, 1981
Neue Produktion [mol N m ⁻² a ⁻¹]	0.507	Koeve, 1992
[g N m ⁻² a ⁻¹]	21 - 29	Bodungen et al., 1995

Tabelle 2: Jahresintegrale der PON-Sedimentation [g N m⁻² a⁻¹] und der Resuspension (1986 bis 1989: Bodungen et al., 1995; 1992/93: Daten des SFB 313)

Sedimentation	1986/87	1987/88	1988/89	1992/93	Mittel
500 m	0.44	0.67	0.34	0.16	0.40
1000m	0.16	0.26	0.31	0.17	0.23
3000 m	0.19	0.29	0.32	0.30	0.28
Resuspension in 3000 m	0.03	0.03	0.01	0.13	0.05

Die in diesem Kapitel dargestellten Ergebnisse und Analysen des pelagischen Systems der Norwegensee wurden im Hinblick auf die Konstruktion eines, oben bereits erwähnten, numerischen Ökosystemmodells betrachtet, das in den folgenden Kapiteln näher beschrieben wird. Die Strukturen und saisonalen Abläufe des Systems der Norwegensee sind damit sowohl für die Strukturierung des Modells, als auch für eine spätere Validierung von entscheidender Bedeutung.

3. Das Modell BIOM

3.1 Modellbeschreibung

Das in dieser Arbeit verwendete Modell BIOM (Biological Ocean Model) ist als numerisches Ökosystem-Modell zur Simulation biologischer Prozesse im Ozean und des Exportes biogenen Materials aus der produktiven Schicht des Meeres in größere Tiefen entwickelt worden. Es gründet sich auf Formulierungen eines numerischen Box-Modells, das von Fasham et al. (1990) für ein Deckschicht-Ökosystem im Nordatlantik entwickelt worden ist und in dieser Arbeit weitgehend modifiziert wurde. Desgleichen wurden Komponenten eines vertikal aufgelösten physikalisch-biologischen Modells von Wolf (1991) verwendet.

Die Struktur des Modells wird durch eine Anzahl unterschiedlicher Variablen und Parameter gebildet, deren Veränderungen mit der Zeit durch Differentialgleichungen ausgedrückt werden. Da für diese Begriffe sowohl in der Literatur als auch in dieser Arbeit Synonyme verwendet werden, sollen die wichtigsten an dieser Stelle kurz erläutert werden. Der häufig verwendete Begriff *Kompartiment* stellt eine Einheit des Ökosystems dar, deren Veränderung mit der Zeit durch die unten beschriebenen Nettowachstumsgleichungen ausgedrückt werden und synonym als *Zustandsvariable* bezeichnet wird. Ein Kompartiment ist damit eine *Variable*, die von Evans (1991) im Zusammenhang mit der Ökosystemmodellierung folgendermaßen definiert wird: '... A variable is a product of all the circumstances that created it, which vary over time and space....Chlorophyll and the daily average rate of primary production are variables'. Somit werden auch *Prozesse* wie die Primärproduktion mit dem Begriff *Variable* belegt. Ihre Veränderungen werden durch das Modell berechnet. Die *Prozesse* werden durch *Parameter* beschrieben, die im Gegensatz zu den Variablen konstante Größen sind. Beispiele hierfür können mit dem Kohlenstoff zu Chlorophyllverhältnis einer Phytoplanktonzelle oder der maximalen Freßrate des Zooplanktons gegeben werden, deren Quantität vor dem Beginn einer Simulation vorgegeben werden müssen. Der Begriff *Fluß* bezeichnet den Transport eines Kompartimentes zu einem anderen, dessen Quantität durch die unterschiedlichen Prozesse gesteuert wird. Der häufig verwendete Begriff *Partikelfluß* beschreibt dagegen den Transport eines Kompartimentes in eine andere Tiefenzone der Wassersäule und wird synonym als *Sedimentation* oder *Sedimentationsrate* bezeichnet. Der Begriff *Rate* steht im folgenden für eine, auf einen Bestand normalisierte Beziehung, wie zum Beispiel die maximale Wachstumsrate des Phytoplanktons, deren Einheit in d^{-1} angegeben wird. Die Auswahl der Parameter und Funktionen, die zu einer Veränderung der Prozesse und damit der Kompartimente führt, wird als *Parametrisierung* bezeichnet. Ein *Modellauf*, auch *Lauf* oder *Simulation*, bezeichnet die Integration aller im Modell verwendeten Gleichungen über einen Zeitraum.

Die Integration der Gleichungen erfolgt nach der Euler'schen Kontinuum Methode, die in vielen Ökosystemmodellen Anwendung findet (vgl. u.a. Frost, 1987; Fasham et al., 1990; Slagstad & Tande, 1990; Steele & Henderson, 1992; Taylor et al., 1993), deren Möglichkeit zur Berechnung nicht-linearer Wechselwirkungen jedoch nur sehr beschränkt ist (Wolf, 1991). So lassen sich keine individuellen Unterschiede und 'Erfahrungen' einzelner Zellen oder Arten, bzw. die große natürliche Spannbreite der verschiedenen Parameter und Zustandsvariablen adequat berücksichtigen, da eine mathematische Mittlung der zu integrierenden Größen bereits vor der Integration erfolgt. Der Vorteil dieser Methode liegt besonders in ihrer einfachen Handhabung, die es erlaubt, mit nur jeweils einer Differentialgleichung einzelne Prozesse für eine ganze Population zu beschreiben, was zu geringen Simulationszeiten und geringem Kernspeicherbedarf auf Rechnern führt (Wolf, 1991), weshalb sie in BIOM trotz nicht-linearer Gleichungen verwendet wurde. Um die Gleichungen des Modells über die Zeit zu integrieren, wurde ein Runge-Kutta Algorithmus 4. Ordnung mit einer adaptiven Schrittweitenkontrolle verwendet (Press, 1988). Dieser Algorithmus paßt dabei die interne Schrittweite zu einem Zeitpunkt selbständig den berechneten Gradienten an. Unabhängig davon ist der kleinste Modellzeitschritt, bezogen auf die Berechnungen der Kompartimente und Flüsse, auf einen Tag festgesetzt.

Wie im vorhergehenden Kapitel bereits erwähnt, orientieren sich die Struktur und die Parametrisierungen des BIOM an den Charakteristika des pelagischen Systems der Norwegensee. Einfache Box-Modelle, wie sie von verschiedenen Autoren verwendet werden (Evans & Parslow, 1985; Frost, 1987; Fasham et al., 1990; Moloney & Field, 1991), können die Veränderungen von Prozessen und Kompartimenten innerhalb einer geschlossenen Box simulieren sowie Flüsse durch die Ränder dieser Box kalkulieren. Innerhalb dieser Box sind alle Variablen homogen verteilt, wodurch es nicht möglich ist, vertikale Strukturen von Variablen und Prozessen zu simulieren. Das BIOM ist als eindimensionales (1D) Modell konstruiert (vgl. auch Slagstad & Støle-Hansen, 1991). Damit besitzt es horizontal betrachtet die Eigenschaften eines Box-Modells, darüber hinaus aber eine vertikale Gliederung, die es ermöglicht, Veränderungen von Variablen nicht nur in der Zeit, sondern auch in ihrer vertikalen Achse zu simulieren. Dies ist besonders für die Simulation der Sedimentation aus der Deckschicht von essentieller Bedeutung, um den Fluß organischen Materials in größere Tiefen sowie dessen Modifikation und Abbau nachzuvollziehen. Durch seine, im folgenden beschriebene, Struktur simuliert das Modell neben den Jahresgängen der verschiedenen Kompartimente auch die Flüsse zwischen diesen Kompartimenten.

Da in weiten Bereichen des Ozeans der Stickstoff das Phytoplanktonwachstum besonders im Frühjahr limitiert, basiert das Modell auf Stickstoffeinheiten, die über ein mittleres molares Aufnahmeverhältnis der Elemente, wie es von Redfield (1934) und Redfield et al. (1963) für das Phytoplankton angegeben wird (Kohlenstoff : Stickstoff : Phosphor = 106:16:1), auch in andere Elemente umgerechnet werden können. Damit lassen sich spezifische Prozesse im Ökosystem validieren, wie zum Beispiel Neue und

Regenerierte Produktion (Dugdale & Goering, 1967; Eppley & Peteron, 1979) sowie Remineralisierungsprozesse, bei denen mit den gängigen Methoden der Kohlenstoffumsatz gemessen wird. Desgleichen ist eine Umrechnung von Parameterwerten, deren Einheiten in Kohlenstoff oder Phosphor angegeben wird, mit dem Redfield Verhältnis möglich.

Die mit dem BIOM zu untersuchende Fragestellung ist die Beziehung zwischen Produktion und Sedimentation in der Norwegensee sowie die sie steuernden Größen. Hierfür ist es notwendig, den Stickstoffkreislauf mit seinen wichtigsten Kompartimenten zu parametrisieren. Wie Versuche mit Vorläufermodellen ergeben haben, stellen die im folgenden dargestellten Kompartimente für diese Fragestellung die wichtigsten biologischen und chemischen Variablen dar, die in der Norwegensee die Systementwicklung und die Sedimentation biogenen Materials hervorrufen und beeinflussen können (Abbildung 12):

Phytoplankton	(P)
Mesozooplankton	(Z)
Detritus (schnell sinkender Detritus)	(SSD, D ₁)
Detritus (langsam sinkender Detritus)	(LSD, D ₂)
Nitrat	(NO)
Ammonium	(NH)

Im Interesse einer möglichst einfachen Modellstruktur wurde lediglich eine Größenklasse des jeweiligen Ökosystemkompartiments parametrisiert, um die Zusammenhänge bei einer späteren Diskussion der Modellergebnisse genau interpretieren zu können. Dies wird auch im Hinblick auf eine möglichst gute Reproduzierbarkeit der Simulationen von Jahr zu Jahr angestrebt, da komplexere Strukturen unerwünschte Schwingungsverhalten und Sensitivitäten auf Ausgangsbedingungen verursachen können (Evans, 1988).

In BIOM ist das Phytoplankton als Mischkompartiment parametrisiert worden, das sowohl große Formen wie Diatomeen und Coccolithophoriden, als auch kleine, wie Flagellaten, Dinoflagellaten und Chlorophyten repräsentiert. Diese Art der Parametrisierung hat Auswirkungen auf spezifische Prozesse, wie zum Beispiel das Zooplanktongrazing und Sinkverhalten des Detritus, die weiter unten näher beschrieben werden.

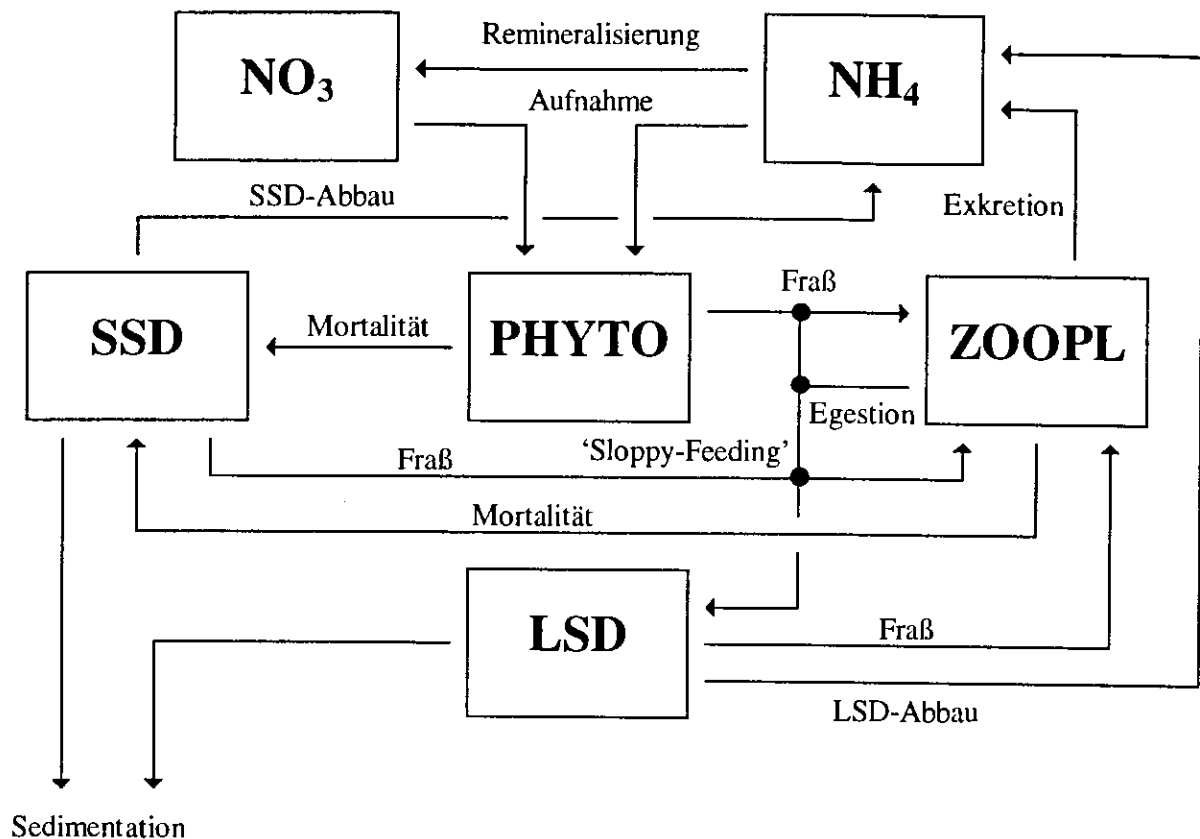


Abbildung 12: Struktur des BIOM. NO_3 : Nitrat; NH_4 : Ammonium; PHYTO: Phytoplankton; ZOOPL: Zooplankton; SSD: schnell sinkender Detritus; LSD: langsam sinkender Detritus.

Wie die Interpretation der Systemstruktur im vorangegangenen Kapitel ergeben hat, wird die Entwicklung des pelagischen Systems im Frühjahr besonders durch das Mesozooplankton kontrolliert, das in BIOM als Mischkompartiment parametrisiert wird und somit einen Kompromiß für die Vielfalt der unterschiedlichen Lebens- und Verhaltensweisen innerhalb der Größenklasse des Mesozooplanktons darstellt. Die Bedeutung des Mikroplanktons für die Systementwicklung im Frühjahr - hier insbesondere für die Phytoplanktonakkumulation - sowie für die Sedimentation in der Norwegensee ist dagegen als gering einzuschätzen, so daß auf eine explizite Parametrisierung des Mikrozooplanktons in BIOM verzichtet wird.

Die beiden Detritus-Kompartimente werden in BIOM als Material definiert, das sich sowohl aus Kotballen des Mesozooplanktons und Material aus 'sloppy feeding' Prozessen (LSD), als auch aus abgestorbenem Phyto- und Mesozooplankton (SSD) zusammensetzt. Der Begriff 'sloppy feeding' bezeichnet das unvollständige Fressen von Partikeln durch das Zooplankton. Das Phytoplankton wird durch 'sloppy feeding' zu Partikeln fragmentiert, die anschließend aufgrund ihrer geringeren Größe dem langsam sinkenden Detritus zugeordnet werden müssen. Aufgrund der niedrigen Konzentration von Kotballen im sedimentierten Material der Norwegensee, wird in BIOM davon ausgegangen, daß alle Egestionsprodukte durch Coprophagie und Coprorhexie modifiziert und deshalb dem LSD zugeordnet

werden müssen. Dieses Material kann einerseits in den oberen Schichten der Wassersäule (durchmischte Schicht, euphotische Zone) remineralisiert werden, andererseits wird es mit einer niedrigen Geschwindigkeit in größere Tiefen transportiert und kann dort als Sediment wieder gefunden werden.

Detritus tritt nicht nur in Form großer Aggregate mit hoher Dichte und Sinkgeschwindigkeiten von zum Teil mehreren 100 m pro Tag in der Wassersäule auf (Lampitt, 1983; McCave, 1984; Smetacek, 1985), sondern gleichzeitig in Form sehr kleiner Partikel, die aufgrund ihrer sehr niedrigen Dichte und Sinkgeschwindigkeit über Wochen und Monate in Suspension gehalten werden können. Damit unterliegen sie in der biologisch aktiven Schicht der Wassersäule in viel stärkerem Maße Abbauprozessen, die wiederum die Qualität und Quantität des sedimentierten Materials beeinflussen. Dies macht deutlich, daß eine einheitliche Parametrisierung des Detritus nicht sinnvoll ist und die tatsächlichen Prozesse bei der Sedimentation nicht wiedergeben kann. In BIOM wurden zwei verschieden schnell sinkenden Detrituskompartimente als erster Kompromiß zur Lösung dieser Problematik eingeführt.

Nitrat und Ammonium sind als einzige anorganische Nährstoffe in das BIOM integriert. Sie stellen die Remineralisierungsprodukte dar, die durch den Abbau der Detrituskompartimente gebildet werden. Während das Nitrat in seiner Form als eigenständiges Kompartiment parametrisiert ist, wird für das Ammonium zusammen mit anderen regenerierten Formen des Stickstoffs in einem Mischkompartiment modelliert. Unterschiedliche Remineralisierungsprozesse, die zur Bildung von Nitrat und Ammonium führen, werden zusammengefaßt und negativ proportional zum Licht parametrisiert. Dabei werden in der euphotischen Zone stattfindende Nitrifizierungsprozesse aufgrund der Vereinfachung des Modells vernachlässigt.

Viele Diskussionen haben sich in den letzten Jahren mit der Rolle der Bakterien für die Remineralisation (Azam et al., 1983; Ducklow, 1983) sowie der gelösten organischen Substanz (Jackson & Williams, 1985; Toggweiler, 1989) im Pelagial entwickelt. Bisher konnten die Bedeutungen dieser beiden Systemvariablen noch nicht im Detail geklärt werden. Beide Kompartimente spielen aber eine wichtige Rolle im 'microbial loop', dem 'kleinen' Stoffkreislauf, der für die Abgabe gelöster organischer Substanz und deren Repartikularisierung beschrieben wird (Azam et al., 1983; Sherr & Sherr, 1987). Für die Entwicklung des pelagischen Systems sowie das Ausmaß der Sedimentation kann man anhand der im vorigen Kapitel beschriebenen Zusammenhänge eine untergeordnete Rolle postulieren weshalb in diesem Modell auf ihre Parametrisierung verzichtet wird.

Für die Simulation der interaktiven Prozesse zwischen den Variablen im Jahreszyklus benötigt das Modell 28 Parameter. Die Parameterwerte werden zu Beginn des Modellaufs vorgegeben und über den gesamten Lauf konstant gehalten. Biologische Parameter unterliegen oft Schwankungen von mehreren Größenordnungen auf Stunden- bis Monatsbasis. Es wurde deshalb für das BIOM die Möglichkeit vorgesehen, die Werte für 19, überwiegend biologische Parameter (in Tabelle 9 mit * bezeichnet) für

jeden Tag des Jahres separat vorzugeben, um dadurch eine bessere Näherung an die natürlichen Schwankungen zu gewährleisten.

Das Modell wurde derart strukturiert, daß es die Wassersäule der Norwegensee in ihrer gesamten vertikalen Ausdehnung umfaßt, die infolgedessen als Modellachse betrachtet werden kann. Die eindimensionale und geschlossene Struktur des BIOM erfordert es, daß für die gesamte Modellebene über einen Modellauf betrachtet (Integration über Zeit und Tiefe), die Stickstoffsumme konstant bleiben muß, daß heißt, es dürfen keine Quellen oder Senken für den Stickstoff auftreten. Damit sind Effekte wie lateraler Eintrag und Interaktionen mit dem Meeresboden oder der Luft-Wasser-Grenzschicht ausgeschlossen. Innerhalb der Modellachse sind für die einzelnen Kompartimente jedoch durchaus Variationen in der Stickstoffsumme möglich, die damit lediglich eine interne Verschiebung von Stickstoffeinheiten bedeuten.

Die vertikale Gliederung des BIOM sieht eine Strukturierung in Tiefenstufen vor, in denen jeweils ein separates Box-Modell gerechnet wird und deren notwendiger Austausch durch die Parametrisierung der Diffusion sowie des Absinkens einzelner Variablen gewährleistet ist. Dadurch ist es möglich, daß es während der Simulation in einzelnen Boxen zu Verlusten oder Gewinnen an Stickstoff kommt, diese aber innerhalb der gesamten Modellachse, entsprechend dem Kontinuitätskriterium, mit anderen Boxen ausgeglichen werden müssen. In BIOM werden die Dimensionen der Kompartimente in mmol N m^{-3} , die Flüsse zwischen den Kompartimenten sowie die Sedimentationsrate in $\text{mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ angegeben.

3.2 Physikalische Rahmenbedingungen und Variablen

3.2.1 Tiefenstrukturierung

In den verschiedenen Tiefenstufen nimmt die Schichtdicke der einzelnen Tiefenstufen mit ansteigender Tiefe exponentiell zu. Um einen Kompromiß zwischen Rechenaufwand und vertikaler Auflösung zu erhalten, wurde das Tiefengitter so angelegt, daß einerseits die Anzahl der Tiefenstufen, andererseits die Schichtdicke im biologisch aktiven Teil der Wassersäule (0-500 m) nicht zu groß wird. Dadurch besitzt das Modell ein Tiefengitter mit 150 Tiefenstufen (nz) und Schichtdicken ($d(nz)$) von 1 bis 140 m (Abbildung 13). Die Tiefe der einzelnen Tiefenstufen ($z(nz)$) wird nach folgender Formel festgesetzt, wobei der Quotient im Exponenten eine Anpassung an die geforderten Kriterien der maximalen Tiefe und Anzahl der Schichten darstellt:

$$z(nz) = e^{\frac{nz}{19}} + nz \quad (1)$$

mit $z(nz)$: Tiefe der Tiefenstufe; nz : Tiefenstufe; $d(nz)$: Schichtdicke der Tiefenstufe

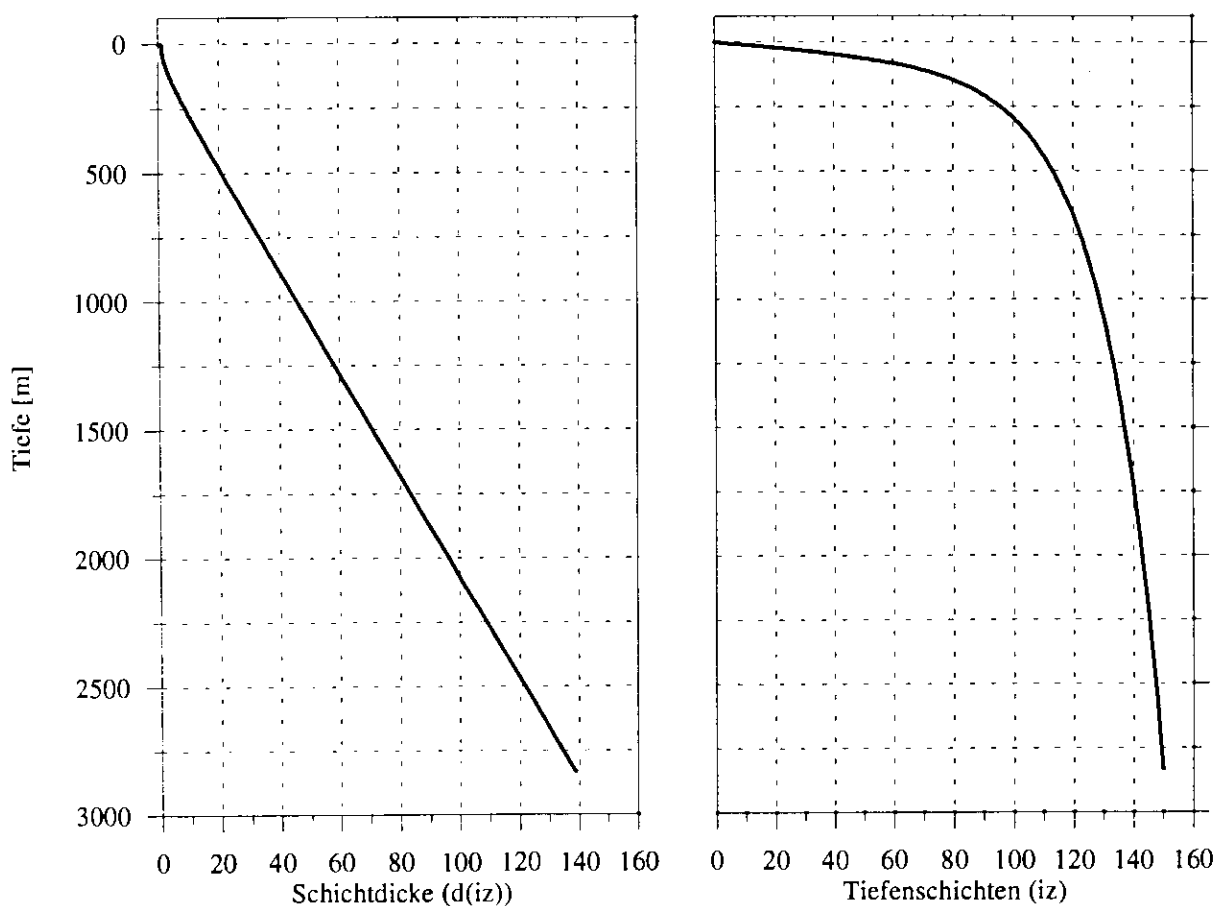


Abbildung 13: Vertikales Gitter des BIOM. A: Schichtdicke; B: Verteilung der Tiefenschichten

3.2.2 Deckschicht

Die saisonale Deckschichttiefe (M) ist eine der Steuergrößen in BIOM. Sie wird durch die solare Einstrahlung und die meteorologischen Bedingungen im jeweiligen Seegebiet bestimmt. Im Modell wird sie nicht explizit berechnet, sondern als Jahresgang, berechnet aus Felddaten, vorgegeben. Damit stellt sie eine von der Zeit (t) abhängige Größe dar. Unter dem Begriff Deckschicht (in dieser Arbeit auch als mixed layer oder durchmischte Schicht bezeichnet) wird die obere Schicht der Wassersäule verstanden, die aufgrund ihrer Dichteigenschaften durch permanente turbulente Durchmischung keine Gradienten der Kompartimente aufweist. Als Kriterium für die Tiefe der Deckschicht wurde ein vertikaler Temperaturgradient von 0.1°C angenommen. Da lediglich Daten aus diskreten Tiefen zur Verfügung standen, wurde der Temperaturgradient auf die Veränderung der Temperatur zwischen zwei Tiefenintervallen bezogen.

Der in Abbildung 14 dargestellte Jahresgang der Deckschichttiefe wurde aus Felddaten extrahiert und in BIOM für die Simulation verwendet. Um den Jahresgang zu vervollständigen wurden fehlende Abschnitte des Jahres durch Interpolation ergänzt.

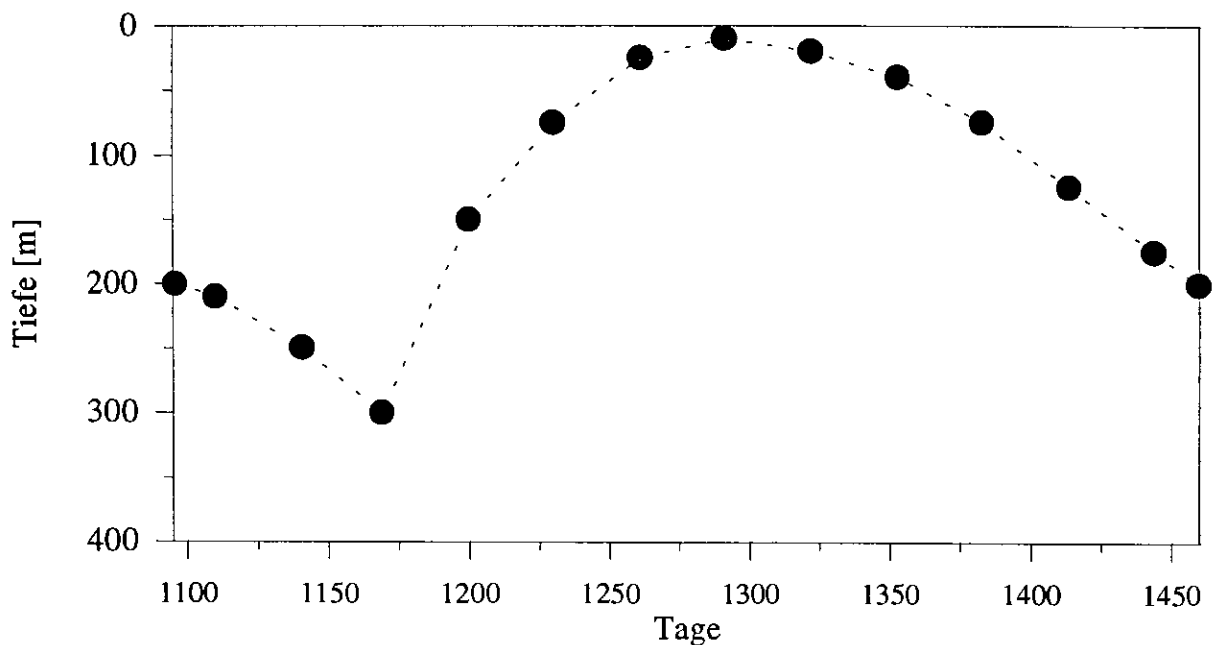


Abbildung 14: Jahresgang der Deckschichttiefe für das vierte Simulationsjahr (vorgegeben; vgl. Text)

3.2.3 Solare Einstrahlung und Lichtschwächung

Auf dem Weg durch die Atmosphäre unterliegt das Sonnenlicht einer Schwächung durch Wolkenbedeckung, Rayleigh-Streuung und Absorption in der Atmosphäre (Dietrich et al., 1975). Während Wolkenbedeckung und Rayleigh-Streuung zu einer Gesamtschwächung des Lichtes führen, wirkt sich der Gehalt an Partikeln in der Atmosphäre auf die spektrale Zusammensetzung des Lichtes aus. Das auf diese Art geschwächte Licht tritt in die Wassersäule ein und unterliegt dort, abhängig von der Wellenlänge, abermals einer Schwächung durch Streuung und Absorption, die dazu führt, daß nur etwa 40% des auf die Meeresoberfläche auftreffenden Lichtes in größere Tiefen vordringen kann (Dietrich et al., 1975). Dieses Restlicht beinhaltet die Wellenlängen zwischen etwa 400 und 700 nm und bildet den, vom Phytoplankton für die Photosynthese nutzbaren Spektralbereich (photosynthetic available radiation, PAR; Sakshaug & Slagstad, 1991). Außer durch die Klarwasserattenuation wird das Licht durch im Wasser gelöste Substanzen und durch Partikel unterschiedlicher Größe geschwächt (Richardson, 1987). Dabei ist die Attenuation korreliert mit dem Chlorophyllgehalt des Wassers (Bannister, 1974; Haardt & Maske, 1986), weshalb ein, von der Chlorophyllkonzentration abhängiger, Attenuationskoeffizient in die Berechnungen einbezogen wurde (Bannister, 1974). Yentsch (1980) stellt dazu fest, daß ab einer Chlorophyllkonzentration von 2 mg Chl m^{-3} aufgrund der Dominanz der chlorophyllabhängigen Lichtschwächung der Klarwasserattenuationskoeffizient nahezu vernachlässigt werden kann.

Eine möglichst gute Annäherung an die Realität ist für die Simulation des Lichtes besonders wichtig, da das BIOM das pelagische Ökosystem in geographischen Breiten simuliert, die nördlich des Polarkreises liegen und dort das Licht als entscheidende wachstumsteuernde Größe angesehen werden muß. Die Berechnung der solaren Einstrahlung erfolgt mit einem Algorithmus, wie er in einem Modell von Wolf (1991) verwendet wurde. Die solare Einstrahlung an der Wasseroberfläche (I_0) abhängig von der Zeit wie folgt formuliert werden:

$$I_0(t) = I_s(t) - I_A - R_C - R_H \quad (2)$$

mit $I_s(t)$: Globalstrahlung; I_A : Absorption in der Atmosphäre; R_C : Reflexion an den Wolken; R_H : Rückstreuung der Atmosphäre

Die Strahlung I zum Zeitpunkt t in der Tiefe z wird wie folgt berechnet:

$$I(z, t) = I_0(t) \sum_{n=1}^{19} R_n e^{-\int_{z=0}^{z(z)} (k_{w_n} + k_c P_{chl}(z)) dz} \quad (3)$$

mit $I_0(t)$: solaren Einstrahlung an der Wasseroberfläche; R_n ($n=1$ bis 19): spektraler Wichtungskoeffizient (siehe Anhang); k_{w_n} ($n=1$ bis 19): spektraler Klarwasser-attenuationskoeffizient (siehe Anhang); k_c : chlorophyllabhängiger Attenuationskoeffizient; $P_{chl}(z)$: Chlorophyllkonzentration in der Tiefe z .

Der hier verwendete Algorithmus berechnet mit Hilfe von 19 Spektralbändern den Klarwasser-attenuationskoeffizienten (k_w) und das Lichtklima in der Wassersäule. Dafür werden atmosphärische Parametern wie der Bewölkungsgrad k_b sowie der chlorophyllabhängigen Attenuationskoeffizienten k_c benötigt. Der mittlere jährliche Bewölkungsgrad in der Norwegensee beträgt 8.5 Zehntel mit einer Abweichung von 0.4 Zehnteln (Deutscher Wetterdienst). Aufgrund der geringen Streuung wird dieser Parameter im Modell nicht weiter variiert. Der chlorophyllabhängige Attenuationskoeffizienten k_c wird von Bannister (1974) mit $0.013 \text{ m}^2 (\text{mmol N})^{-1}$ angegeben.

3.2.4 Diffusion

Die Tiefenstrukturierung des BIOM erfordert einen Austausch zwischen den einzelnen Tiefenstufen. Dieser wird nach jedem Zeitschritt durch die Berechnung des diffusiven Flusses ermöglicht. Dabei werden, abhängig vom Konzentrations-Gradienten des zu diffundierenden Kompartiments (K), Stickstoffanteile entlang dieses Gradienten in die nächst höher und/oder tiefer gelegene Schicht transportiert. Die Diffusion ist wie folgt formuliert:

$$\frac{\partial C_K}{\partial t} = -k_d \frac{\partial^2 C_K}{\partial z^2} \quad (4)$$

mit C_K : Konzentration eines Kompartiment K ; k_d : Diffusionskoeffizient; t : Zeit; z : Tiefe

Die Diffusion zwischen den einzelnen Tiefenschichten des Modells entlang der jeweiligen Gradienten wird durch den Diffusionskoeffizienten k_d quantifiziert. In BIOM kann die molekulare Diffusion aufgrund des Abstands der Tiefenstufen ($> 1 \text{ m}$) vernachlässigt werden, da sie nur für sehr kleine

Skalen kleiner 1 mm entscheidende Größenordnungen erreichen kann (Mann & Lazier, 1991). Die turbulente Diffusion (eddy diffusion) wirkt dagegen auf größeren räumlichen Skalen. Für die vertikale Komponente werden von Gargett et al. (1984) Koeffizienten bis zu $0.6 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ angegeben. In BIOM wurde mit einem k_d von $0.2 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (King & Devol, 1979) gerechnet, der auf alle Kompartimente des Ökosystems wirkt.

3.3 Biologische und chemische Variablen

Die im folgenden präsentierten Formulierungen der biologischen und chemischen Variablen wurden zum Teil von Fasham et al. (1990) übernommen und den Charakteristika der Norwegensee angepaßt, wobei die Nomenklatur von Fasham et al. (1990) Verwendung findet.

3.3.1 Phytoplankton

Die Limitierungen durch Licht und Nährsalze sind voneinander unabhängige Prozesse, denen im Modell Rechnung getragen wird. Für die Lichtlimitierung kann folgende Formulierung angewendet werden, bei der die Lichtabhängigkeit des Phytoplanktonwachstums durch die P/I-Kurve, die die Abhängigkeit der Produktion vom Licht beschreibt (Smith, 1936), parametrisiert wird:

$$J(I(z,t)) = \frac{V_p \alpha I(z,t)}{\sqrt{V_p^2 + \alpha^2 I(z,t)^2}} \quad (5)$$

mit J: Wachstumsrate; V_p : maximale Wachstumsrate; α : Anfangssteigung der P/I-Kurve; I: Licht in der Tiefe z zum Zeitpunkt t.

Die Nährstoffabhängigkeit des Phytoplanktonwachstums wird in BIOM durch die Michaelis-Menten-Kinetik parametrisiert, die die Nährstoffaufnahme des Phytoplanktons beschreibt. Dafür wird angenommen, daß die Aufnahme von Nitrat durch ein Überangebot an Ammonium inhibiert wird (Dugdale & Goering, 1967; Wroblewski, 1977; Zehr et al., 1989; Muggli & Smith, 1993), die mit unterschiedlichen mathematischen Funktionen beschrieben werden können (O'Neill et al., 1989). Für das BIOM wurde eine exponentielle Form gewählt, wie sie im Modell von Fasham et al. (1990) angewendet wird:

$$Q_{no}(N_{no}, N_{nh}) = \frac{N_{no} e^{-\Psi N_{nh}}}{k_{no} + N_{no}} \quad (6)$$

$$Q_{nh}(N_{nh}) = \frac{N_{nh}}{k_{nh} + N_{nh}} \quad (7)$$

$$Q(N_{no}, N_{nh}) = Q_{no}(N_{no}, N_{nh}) + Q_{nh}(N_{nh}) \quad (8)$$

mit Q_{no} und Q_{nh} : limitierungs Faktoren für die Aufnahme von Nitrat bzw. Ammonium; N_{no} und N_{nh} : Nitrat- bzw. Ammoniumkonzentration; k_{no} und k_{nh} : Halbsättigungskonstanten für die Nitrat- bzw. Ammoniumaufnahme; Ψ : Limitationskonstante für die Nitrataufnahme.

Mit Hilfe der Gleichungen (7) bis (10) kann die mittlere spezifische Wachstumsrate (σ) des Phytoplanktons beschrieben werden:

$$\sigma = J(I(z, t)) Q(N_{no}, N_{nh}) \quad (9)$$

Sie ist damit eine Funktion der Jahreszeit, der geographischen Breite, der Attenuation des Lichtes, der Photosynthese-Licht-Charakteristik und der Nährstoffaufnahme-Charakteristik des Phytoplanktons.

Die Veränderung des Phytoplanktonbestandes (P) mit der Zeit (t) kann mit folgender Nettowachstums-gleichung beschrieben werden:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \sigma(z, t, N_{no}, N_{nh}) P - G_p - \mu_p P^2 \quad (10)$$

mit σ : spezifische Wachstumsrate des Phytoplanktons; P : Phytoplanktonkonzentration; G_p : Fraß durch Zooplankton; μ_p : natürliche spezifische Mortalität des Phytoplanktons.

Hier beschreibt der erste Term die Anhängigkeit des Phytoplanktonwachstums von Licht und Nährstoffangebot, während der zweite und dritte Term den Verlust durch Wegfraß und natürliche spezifische Mortalität darstellen.

Wie die Formulierungen zeigen, benötigt das BIOM für die Berechnungen des Phytoplanktons und damit für die Primärproduktion von Biomasse acht Parameter. Einige in der Literatur angegebene Parameterwerte werden in den folgenden Tabellen zusammengefaßt, und machen die große natürliche Variabilität der Phytoplanktonparameter deutlich.

Für die Beschreibung der lichtabhängigen Nährstoffaufnahme ist die Anfangssteigung der P/I-Kurve (α , Photosynthetischer Koeffizient, P/I-Koeffizient) von Bedeutung (Platt & Jassby, 1976; Parsons et al., 1984; Sakshaug & Slagstad, 1990). Der P/I-Koeffizient ist ein adaptiver Parameter, d.h. sein Wert kann sich in kurzer Zeit (<30 Min., Lewis & Smith, 1983; Legendre et al., 1988), als Reaktion auf die jeweiligen Bedingungen des Lebensraumes der Phytoplanktonzelle, um ein Vielfaches verändern (Sakshaug & Slagstad, 1990). Eine Auswahl natürlicher Werte und des im Standardlauf verwendeten Photosynthetischen Koeffizienten und der Halbsättigungskonstanten sind in Tabelle 3 und Tabelle 4 zusammengefaßt.

Tabelle 3: Photosynthetischer Koeffizient α [$\text{m}^2 (\text{Wd})^{-1}$]

Photosynthetischer Koeffizient α	Seegebiet	Quelle
0.008 - 0.052	Nordsee	Baumann, 1990
0.022 - 0.029	Barents-See	Sakshaug et al., 1992
0.04 - 0.181	Barensts-See	Rey, 1991
0.025	Standardlauf des BIOM	

Tabelle 4: Halbsättigungskonstanten für Nitrat (k_{no}) und Ammonium (k_{nh}) [mmol N m^{-3}]

Halbsättigungskonstante k_{no}/k_{nh}	Seegebiet	Quelle
0.29 - 2.7 / 2.2	Ostgrönlandsee	Muggli & Smith, 1993
4.21 / 1.3	subarktischer Pazifik	McIsaac & Dugdale, 1969
0.1 - 0.7 / 0.1 - 0.4	ozeanische Arten	Eppley et al., 1969
1.5 / 1.0	Standardlauf des BIOM	

Die maximale spezifische Wachstumsrate des Phytoplanktons hängt von der Temperatur ab (Eppley, 1972). Durch die Beziehung $V_p = 0.59e^{0.0633T}$ (Eppely, 1972; Sakshaug et al., 1992) kann die Abhängigkeit der Wachstumsrate V_p von der Temperatur T [°C] beschrieben werden. Damit ergeben

sich maximale Wachstumsraten von 0.76 bis 1.11 d⁻¹ für den Temperaturbereich 4 °C bis 10 °C. Feldbeobachtungen weichen von diesen berechneten Werten mehr oder weniger deutlich ab (Tabelle 5).

Tabelle 5: Maximale Wachstumsraten des Phytoplanktons (V_p) [d⁻¹]

maximale Wachstumsraten V_p	Temperatur [°C]	Quelle
0.72	-0.5	Sakshaug et al., 1992
0.2 - 0.4	0.0	Kiefer & Cullen, 1991
0.2 - 0.6	5.0	Kiefer & Cullen, 1991
0.35 - 0.9	keine Angabe	Sakshaug & Holm-Hansen, 1986 Wilson et al., 1986 Spies, 1987
0.36 - 1.45	keine Angabe	Smith et al., 1987
0.03 - 1.55	keine Angabe	Culver & Smith, 1989
0.018 - 0.17	keine Angabe	Vernet, 1991
0.8	Standardlauf des BIOM	

Die Inhibierung der Nitrataufnahme des Phytoplanktons durch das Vorhandensein von Ammonium im umgebenden Wasser wird durch die Konstante ψ beschrieben. Wroblewski (1977) ermittelte einen Wert von 1.5 (mmol NH₄ m⁻³)⁻¹, der auch im Standardlauf des Modells BIOM verwendet wurde.

Die natürliche spezifische Mortalität des Phytoplanktons wird durch den Parameter μ_p beschrieben. Sie beschreibt die Seneszenz von Phytoplanktonzellen, die gegen Ende von Blüten beobachtet werden können und zur Zellysis führt. Für diesen Parameter liegen aufgrund fehlender plausibler Gründe für ein 'natürliches' Absterben von Phytoplanktonzellen (vgl. Bergh et al., 1989) bis heute keine geeigneten Messungen vor. Nach Walsh (1983) stellt dieser Parameter jedoch einen wichtigen Term für nahezu alle marinen Systeme dar. Seine Bedeutung liegt darin, daß dem heterotrophen System abbaubare Biomasse zur Verfügung gestellt wird, die in Form remineralisierter Nährstoffe wiederum dem autotrophen System im Pelagial zugänglich sind. Für den Standardlauf wurde ein Wert von 0.05 d⁻¹ verwendet.

Besonders die größeren Formen des Phytoplanktons wie Diatomeen können häufig in Sinkstoffallen beobachtet werden (z.B. Bathmann et al., 1990) und unterliegen damit einem Absinkprozeß, der häufig nach Massenentwicklungen zu beobachten ist. Da das Phytoplankton als Mischkompartiment parametrisiert worden ist, wurde ein Absinken im Standardlauf ausgeschlossen, um dem hohen Anteil kleiner Formen gerecht zu werden.

3.3.2 Zooplankton

Das Zooplankton in BIOM wird als omnivores Mesozooplankton parametrisiert (0,2 - 20mm; Sieburth et al., 1978), für das ein Grazing auf dem eigenen Kompartiment ausgeschlossen ist. Das bedeutet, daß es alle anderen zur Verfügung stehenden partikulären Kompartimenten als Nahrungsquelle nutzen kann. Die Berechnung des Zooplankton-Kompartiments basiert auf acht Parametern, die sowohl die Nahrungsaufnahme und -verwertung als auch den Lebenszyklus des Zooplanktons beschreiben. Für die Beschreibung des Fressens wurde eine modifizierte Michaelis-Menten-Kinetik verwendet (Evans & Parslow, 1985), die eine Wichtung der zur Verfügung stehenden Futterkompartimente gegenüber dem Gesamtsubstrat vorsieht. Darüber hinaus werden Präferenzen für ein bestimmtes Futter durch die Häufigkeit seines Vorkommens über eine quadratische Funktion gewichtet, so daß es dem Zooplankton möglich ist, je nach Angebot auf ein bevorzugtes Futter sehr schnell zu reagieren (vgl. Fasham et al., 1990):

$$G_p = V_z \frac{\rho_p P^2 Z}{k_{zo} (\rho_p P + \rho_{d1} D_1 + \rho_{d2} D_2) + \rho_p P^2 + \rho_{d1} D_1^2 + \rho_{d2} D_2^2} \quad (11)$$

$$G_{d1} = V_z \frac{\rho_{d1} D_1^2 Z}{k_{zo} (\rho_p P + \rho_{d1} D_1 + \rho_{d2} D_2) + \rho_p P^2 + \rho_{d1} D_1^2 + \rho_{d2} D_2^2} \quad (12)$$

$$G_{d2} = V_z \frac{\rho_{d2} D_2^2 Z}{k_{zo} (\rho_p P + \rho_{d1} D_1 + \rho_{d2} D_2) + \rho_p P^2 + \rho_{d1} D_1^2 + \rho_{d2} D_2^2} \quad (13)$$

mit G_p , G_{d1} und G_{d2} : Freßraten mit Phytoplankton, 'schnellem' Detritus und 'langsamem' Detritus als Futter; V_z : Maximale Futteraufnahme; ρ_p , ρ_{d1} und ρ_{d2} : Präferenzen für die Aufnahme von Phytoplankton, 'schnellem' Detritus und 'langsamem' Detritus; k_{zo} : Halbsättigungskonstante für die Futteraufnahme; P : Phytoplanktonkonzentration; D_1 : Konzentration des 'schnellen' Detritus; D_2 : Konzentration des 'langsamen' Detritus; Z : Zooplanktonkonzentration.

Der Zuwachs des Mesozooplanktons Z wird mit den Gleichungen (4) und (13) bis (15) wie folgt formuliert:

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = \beta_p G_p + \beta_{d1} G_{d1} + \beta_{d2} G_{d2} - \eta Z - \mu_z Z^2 k_{z1} I(z, t) \quad (14)$$

mit: β_p , β_{d1} und β_{d2} : Assimilationseffizienzen für Phytoplankton, 'schnellen' Detritus und 'langsamen' Detritus als Futter; G_p , G_{d1} und G_{d2} : Freßraten mit Phytoplankton, 'schnellem' Detritus und 'langsamem' Detritus als Futter; η : Exkretion des Zooplanktons; μ_z : spezifische Mortalität des Zooplanktons, k_{z1} : dimensionsloser Faktor; I : Licht

In die Terme der Assimilationseffizienzen geht neben der physiologischen Assimilation auch der Verlust des Futters durch 'sloppy feeding' ein. Die Mortalität des Zooplanktons ist in BIOM lichtabhängig parametrisiert, da die Gefahr, in der trophischen Hierarchie durch höher gestellte Räuber gefressen zu werden, mit zunehmender Sichtigkeit im Wasser zunimmt (Vinogradov, 1970; Zaret & Suffern, 1976; Raymont, 1983).

Auf die Parametrisierung der täglichen und ontogenetischen Vertikalwanderung des Mesozooplanktons konnte aufgrund des hier verwendeten Modellzeitschrittes von einem Tag, bzw. der spezifischen Überwinterungsstrategie der Tiere in der Norwegensee, verzichtet werden, da durch diese Strategie eine ständige Präsenz der Zooplankter in der Deckschicht gegeben ist.

Für eine Berechnung des Zooplanktonwachstums im Jahresverlauf wurden in BIOM Assimilationseffizienz, Nahrungsaufnahme und die Exkretion parametrisiert. Das Zooplankton wird als omnivor mit einer erhöhten Präferenz für Phytoplankton angenommen. Auf dieser Überlegung basieren die Werte für die Nahrungspräferenzen, die mit 0.7 (ρ_p) für Phytoplankton, 0.2 (ρ_{d1}) für LSD und 0.1 (ρ_{d2}) für SSD im Standardlauf verwendet werden. Unterschiedliche Parameterwerte für verschiedene Entwicklungsstadien wurden im Standardlauf vernachlässigt.

Die Nahrungsaufnahme wird beim Zooplankton durch die oben beschriebene modifizierte Michaelis-Menten-Kinetik berechnet. Für die Halbsättigungskonstante k_{zo} wurde ein Wert von $1.0 \text{ mmol N m}^{-3}$ verwendet (Evans & Parslow, 1985).

Tabelle 6: Maximale Freßrate des Zooplanktons V_z [$\text{mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$]

Maximale Freßrate V_z	Quelle
0.027 - 0.975	Tande & Bamstedt, 1985
0.005 - 0.177	Hansen et al., 1990
0.030 - 0.338	Hansen et al., 1990
1.0	Evans & Parslow, 1985
0.9	Standardlauf des BIOM

Literaturwerte für die maximale Freßrate des Mesozooplanktons sind in Tabelle 6 zusammengefaßt. Für den Standardlauf des Modells wurde eine hohe Rate verwendet, da mit ihr die beste Näherung an die realen Prozesse erreicht wurde.

Assimilationseffizienzen für Copepoden wurden von Raymont (1983) zusammengefaßt und werden in Tabelle 7 dargestellt. Die unterschiedlichen Assimilationseffizienzen ermöglichen eine Differenzierung in der Verwertung des Futters. Das bedeutet, daß eine lebende Phytoplanktonzelle einen höheren Anteil leicht aufzunehmender Stickstoffverbindungen besitzt, als ein Detrituspartikel, der bereits eine bestimmte Zeit unterschiedlichen Abbauprozessen ausgesetzt wurde. Hier zeigt sich wiederum die große Spannweite möglicher Werte, die von unter 40% bis über 90% betragen kann.

Tabelle 7: Assimilationseffizienzen (β) für unterschiedliches Futter (β_p : Phytoplankton, β_{d1} : SSD, β_{d2} : LSD) [%]

Assimilationseffizienz β	Zooplanktonart	Quelle
32 - 92	natürliche Population	Conover, 1966
53 - 64	<i>Calanus finmarchicus</i>	Conover, 1966a
33 - 90	<i>Calanus hyperboreus</i>	Conover, 1978
70 / 60 / 60 (β_p / β_{d1} / β_{d2})	Standardlauf des BIOM	

Spezifische Exkretionsraten für das Zooplankton werden in Raymont (1983) zusammengefaßt. Dafür wurden die von Båmstedt (1983) in Trockengewichtseinheiten beschriebenen Werte mit einem mittleren Trockengewicht von $0.269 \text{ mg Tier}^{-1}$ (Kattner, 1989) in Stickstoffeinheiten umgerechnet. Eine Auswahl natürlicher Werte sowie die im Standardlauf verwendete Exkretionsrate ist in Tabelle 8 dargestellt.

Tabelle 8: Spezifische Exkretionsraten des Mesozooplanktons η [d^{-1}]

Spez. Exkretionsrate η	Entwicklungsstadium	Quelle
0.38	Nauplien	Raymont, 1983
0.20	C II - C IV	Raymont, 1983
0.08	C VI	Raymont, 1983
0.038 - 0.05	keine Angabe	Båmstedt, 1983
0.009 - 0.05	keine Angabe	Corner et al., 1965 Butler et al., 1969 Butler et al, 1970
0.05	Standardlauf des BIOM	

Der Term, der die spezifische Zooplanktonmortalität beschreibt, umfaßt im Modell sowohl die natürliche Mortalität als auch den Wegfraß durch in der trophischen Hierarchie übergeordnete Räuber. Während die natürliche Mortalität des Zooplanktons, abhängig von der Temperatur, mit 0.01 bis 0.5 d⁻¹ angegeben wird (Tande, 1988), wird in BIOM der Wegfraß mit einem Wert von 0.05 d⁻¹ kalkuliert und im Standardlauf ein Wert μ_z von 0.1 d⁻¹ für die Zooplanktonmortalität verwendet.

3.3.3 Detritus

Die Sinkgeschwindigkeit ist aufgrund des großen Spektrums von Partikeln unterschiedlichster Größe, Form und Dichte (Smayda, 1970; McCave, 1984) einer der kritischsten Parameter in der Modellierung des vertikalen Partikelflusses, von der der Detritus als größte Fraktion der partikulären Biomasse in der Wassersäule betroffen ist. Da die Sinkgeschwindigkeit in BIOM direkt an das Tiefengitter gekoppelt ist, ermöglicht die Struktur dieses Tiefengitters einen Kompromiß in der Form, daß mit zunehmender Tiefe die Sinkgeschwindigkeit zunimmt und damit zu einem Spektrum unterschiedlicher Sinkgeschwindigkeiten mit einem vertikalen Gradienten führt. Dies kann wie folgt formuliert werden:

$$w_z = k_s d(iz) \quad (15)$$

mit w : Sinkgeschwindigkeit, k_s : dimensionsloser Faktor; $d(iz)$: Schichtdicke

Für den Detritus werden in BIOM zwei Kompartimente parametrisiert, um für die eingangs beschriebenen Schwierigkeiten der verschiedenen Sinkgeschwindigkeiten der Partikel einen Kompromiß zu erreichen. Deshalb wird im folgenden ein Detrituskompartiment mit hoher Sinkgeschwindigkeit (D_1 , SSD) einem Detrituskompartiment mit niedriger Sinkgeschwindigkeit (D_2 , LSD) gegenübergestellt (Tett et al., 1993). Abgesehen von Verlusten durch Absinkprozesse, kann die Nettogleichung des schnell sinkenden Detritus (SSD) für jede Tiefenstufe wie folgt formuliert werden:

$$\frac{\partial D_1}{\partial t} = \mu_p P + \mu_z Z^2 k_d I(z, t) - \beta_{d1} G_{d1} - \mu_{d1} D_1 k_{d11} I(z, t) - \mu D_1 \quad (16)$$

mit μ_p : natürliche spezifische Mortalität des Phytoplanktons; P : Phytoplanktonkonzentration; μ_z : spezifische Mortalität des Zooplanktons; Z : Zooplanktonkonzentration; k_{d1} : dimensionsloser Faktor; I : Licht; β_{d1} : Assimilationseffizienzen für 'schnellen' Detritus als Futter; G_{d1} : Freßrate auf 'schnellem' Detritus; μ_{d1} : Abbau des 'schnellen' Detritus; D_1 : Konzentration des 'schnellen' Detritus; k_{d11} : dimensionsloser Faktor; I : Licht; μ : lichtunabhängiger Abbaubauern

Die ersten beiden Terme beschreiben den Gewinn des SSD durch abgestorbenes Phytoplankton und Zooplankton. Der dritte Term gibt dagegen den Verlust des SSD durch den Wegfraß des Zooplanktons an, während der letzte Term die Remineralisierung zu Ammonium beschreibt. Die Zerstörung und der Abbau des Detritus erfolgt dabei lichtabhängig und beinhaltet Prozesse wie physiko-chemischen und bakteriellen Abbau über gelösten organischen Stickstoff (DON) zu Ammonium. Durch die Abhängigkeit vom Licht wird eine Saisonalität der Remineralisierungsprozesse parametrisiert, die im Winter verminderte Abbauproduktivitäten zuläßt. Das verwendete Tiefengitter führt darüberhinaus zu einer exponentiellen Abnahme der Abbauraten mit der Tiefe.

Unabhängig von Verlusten durch Absinken wird die Veränderung des langsam sinkenden Detritus' mit der Zeit für jede Tiefenstufe wie folgt formuliert:

$$\frac{\partial D_2}{\partial t} = (1 - \beta_p)G_p + (1 - \beta_{d1})G_{d1} - \beta_{d2}G_{d2} - \mu_{d2}D_2k_{d2l}I(z,t) \quad (17)$$

mit $(1-\beta_p)$ und $(1-\beta_{d1})$: Anteil des gefressenen Phytoplanktons bzw. 'schnellen' Detritus', der als Fäces wieder ausgeschieden wird; G_p , G_{d1} und G_{d2} : Freßrate auf Phytoplankton, 'schnellem' Detritus und 'langsamem' Detritus; β_{d2} : Assimilationseffizienzen für 'langsamen' Detritus als Futter; μ_{d2} : Abbau des 'langsamen' Detritus; D_2 : Konzentration des 'langsamen' Detritus; K_{d2l} : dimensionsloser Faktor; I : Licht

Die ersten beiden Terme stellen den Anteil des Phytoplanktons bzw. des LSD dar, der vom Zooplankton gestediert wird, während der dritte Term den Verlust an LSD widerspiegelt, der durch den Wegfraß durch das Zooplankton verursacht wird. Der vierte Term parametrisiert den Verlust an LSD durch die lichtabhängige Remineralisierung zu Ammonium.

Auf dem Weg durch die Wassersäule unterliegt der Detritus Abbau und Modifikationen, die in der Parametrisierung enthalten sein müssen (Aldredge & Silver, 1988). Neben den Verlusten durch Zellysis und Wegfraß, findet auch ein Abbau zu gelösten organischen Substanzen statt, die anschließend im mikrobiellen Nahrungsnetz remineralisiert werden können. Diese Prozesse sind, wie weiter oben beschrieben, aus Gründen der Vereinfachung des Modells lediglich implizit in der Parametrisierung enthalten.

Für den Abbau μ_{d1} des SSD wurde im Standardlauf ein Wert von 0.05 d^{-1} verwendet (Jones & Henderson, 1986), da er überwiegend 'schnelle' Prozesse wie Zellysis bzw. den mikrobiellen Abbau 'frischer' organischer Substanz repräsentiert. Für den LSD wurde eine niedrigere Abbaurrate μ_{d2} von 0.01 d^{-1} verwendet, da er überwiegend refraktäres Kotballenmaterial repräsentiert, das durch seine Struktur einer geringeren Degradation durch Bakterien und physiko-chemische Prozesse unterliegt. Die

Konstanten k_{d11} und k_{d21} wurden so gewählt, daß ab einem Lichtniveau von weniger als 1% der Oberflächenstrahlung die Abbaurate exponentiell mit der Einstrahlung abnimmt.

Die gewählte Parametrisierung des Detritus und der Sinkgeschwindigkeit beschreibt den Abbau 'leichter' Komponenten des Detritus bzw. Aggregation von Material zu großen, schweren Partikeln sowie das 'Aufsammeln' kleiner Partikel durch Aggregate auf ihrem Weg durch die Wassersäule (Shanks & Trent, 1980; Smetacek, 1986; Legendre & Le Fèvre, 1989; Hill, 1992; Riebesell & Wolf-Gladrow, 1992). Für den Standardlauf wurde eine Sinkgeschwindigkeit von drei Tiefenstufen pro Zeitschritt (entspricht 3 bis 414 m pro Tag) für das schnelle Detrituskompartiment und eine Geschwindigkeit von einer Tiefenstufe pro Tag (entspricht 1 bis 138m pro Tag) für das langsame Detrituskompartiment gewählt.

3.3.4 Nitrat

Die Veränderung der Nitratkonzentration im Wasser wird in BIOM durch die Aufnahme durch das Phytoplankton und gegengerichtete Remineralisierungsprozesse gesteuert. Diese Nitrifizierungsprozesse sind hier nicht explizit parametrisiert worden, sondern werden als Ammoniumabbau, der überwiegend in lichtarmen Bereichen der Wassersäule stattfindet (Olson, 1981a; Olson, 1981b), in die Nettoformel integriert:

$$\frac{\partial N_{no}}{\partial t} = -I(z,t)Q_{no}(N_{no}, N_{nh})P + \mu_{nh}N_{nh}k_{nhl}I(z,t) \quad (18)$$

mit I: Licht; Q_{no} : Aufnahme von Nitrat; P: Phytoplanktonkonzentration; μ_{nh} : Abbau des Ammoniums (Remineralisierung); N_{nh} : Ammoniumkonzentration; k_{nhl} : dimensionsloser Faktor.

Der erste Term stellt in dieser Formel den Verlust des Nitratbestandes der Wassersäule durch die Aufnahme durch das Phytoplankton dar, während der zweite Term den Gewinn aus lichtabhängigen Remineralisierungsprozessen beschreibt.

3.3.5 Ammonium

Ammonium stellt die zweite wichtige, für das Phytoplankton verfügbare Stickstoffverbindung im Meer dar. Es wird durch Exkretion des Zooplanktons und Nitrifikation gebildet. Die Nitrifizierungsprozesse sind hier nicht explizit parametrisiert worden, sondern werden als Ammoniumabbau in die Nettoformel integriert:

$$\frac{\partial N_{nh}}{\partial t} = -I(z,t)Q_{nh}(N_{nh})P - \mu_{nh}N_{nh}k_{nhl}I(z,t) + \mu_{d1}D_1k_{d1l}I(z,t) + \mu_{d2}D_2k_{d2l}I(z,t) + \eta Z \quad (19)$$

mit N_{nh} : Ammoniumkonzentration; I : Licht, Q_{nh} : Aufnahme von Ammonium; P : Phytoplanktonkonzentration; μ_{nh} : Abbau des Ammoniums (Remineralisierung); k_{nhl} : dimensionsloser Faktor; μ_{d1} : Abbau des 'schnellen' Detritus; D_1 : Konzentration des 'schnellen' Detritus; k_{d1l} : dimensionsloser Faktor; μ_{d2} : Abbau des 'langsamen' Detritus; D_2 : Konzentration des 'langsamen' Detritus; k_{d2l} : dimensionsloser Faktor; η : Exkretion des Zooplanktons; Z : Zooplanktonkonzentration.

Hier beschreiben die ersten beiden Terme den Verlust durch die Ammoniumaufnahme des Phytoplanktons bzw. die lichtabhängige Oxidation zu Nitrat, der dritte und vierte Term jeweils den Gewinn durch Detritusabbau des 'schnellen' bzw. des 'langsamen' Detrituskompartiments und der letzte Term den Gewinn durch die Zooplanktonexkretion.

Neben der Ammoniumaufnahme durch das Phytoplankton ist als weiterer Verlustterm die Nitrifizierung zu Nitrat parametrisiert. Diese Parametrisierung beinhaltet sämtliche Nitrifizierungsprozesse und ist damit, analog zum Detritusabbau, eine Zusammenfassung verschiedener Vorgänge. Für den Standardlauf wurde eine Abbaurate μ_{nh} von 0.25 d^{-1} verwendet. Die Konstante k_{nhl} wurde so gewählt, daß der Prozeß ab einem Lichtlevel von 1% beginnt, da die Stoffwechselprozesse der Bakterien durch Photooxidation inhibiert werden (Olson, 1981a; Olson, 1981b). Auf eine Parametrisierung der Nitrifikation innerhalb der euphotischen Zone kann aufgrund ihrer geringen Bedeutung an dieser Stelle verzichtet werden (Ward et al., 1989).

Bei der Parametrisierung werden meteorologische und klimatologische Variablen als Parameter verwendet, das heißt, sie werden während eines Modellaufes nicht durch Berechnungen des Modells verändert, sondern zu Beginn vorgegeben und konstant gehalten. Die Auswahl der Parameter soll dabei die in der Literatur beschriebenen Werte repräsentieren. Dabei ist eine enge Orientierung an Meßergebnisse aus der Norwegensee vorgesehen. Liegen diese nicht vor, so werden Parameterwerte aus Seegebieten wie der Barents-See oder der Grönlandsee und dem Nordatlantik mit ähnlichen hydrographischen, chemischen und/oder biologischen Charakteristika verwendet.

Die große Spannbreite der potentiellen Parameterwerte hat eine Vielzahl an Kombinationen zur Folge. Mit verschiedenen Modellläufen, deren Ergebnis jeweils mit den Felddaten verglichen wurde, wurde eine Parameteroptimierung durchgeführt, die zu der in Tabelle 9 beschriebenen Parameterkonstellation geführt hat. Ziel war es dabei, zunächst für einen Standard-Modellauf eine möglichst gute Übereinstimmung der simulierten Jahresgänge der Variablen und Prozesse mit gemessenen Felddaten zu erreichen.

Tabelle 9: Werte und Einheiten der verwendeten Modellparameter (mit * gekennzeichnete Parameter können über das Modelljahr variiert werden)

Parameter	Wert	Einheit
Abiotische Größen		
Geographische Breite	70.0	Grad
Bewölkung (cloud)	8.50	I_{10}
Dunstgehalt der Luft	0.60	
Chlorophyllabhängiger Attenuationskoeffizient (k_c)	0.013	m^{-1}
Diffusionskoeffizient (k_d)	0.20	$m^{-2} s^{-1}$
Remineralisierung (μ)	0.01	
Phytoplankton		
Anfangs Steigung der P/I-Kurve (α) *	0.025	$m^{-2} (Wd)^{-1}$
Halbsättigungskonst. für NO_3 -Aufnahme (k_{no}) *	1.50	$mmol\ N\ m^{-3}$
Halbsättigungskonst. für NH_4 -Aufnahme (k_{nh}) *	1.00	$mmol\ N\ m^{-3}$
Maximale Wachstumsrate (V_p) *	0.80	d^{-1}
NH_4 -Inhibitionsparameter für die NO_3 -Aufnahme (Ψ) *	1.50	$(mmol\ N)^{-1}$
Spezifische Mortalität (μ_p) *	0.10	d^{-1}
Sinkgeschwindigkeit (w_p) *	0	d^{-1}
Zooplankton		
Assimilationseffizienz für das Phytoplankton - Grazing (β_p) *	0.70	
Assimilationseffizienz für das Detritus (1) - Grazing (β_{d1}) *	0.60	
Assimilationseffizienz für das Detritus (2) - Grazing (β_{d2}) *	0.60	
Präferenz für das Phytoplankton - Grazing (ρ_p) *	0.70	
Präferenz für das Detritus (1) - Grazing (ρ_{d1}) *	0.20	
Präferenz für das Detritus (2) - Grazing (ρ_{d2}) *	0.10	
Halbsättigungskonst. für die Ingestion (k_{zo}) *	1.00	$mmol\ N\ m^{-3}$
Maximale Grazing - Rate (V_z) *	0.90	$mmol\ N\ m^{-3}\ d^{-1}$
Spezifische Exkretion (η) *	0.05	d^{-1}
Spezifische Mortalität (μ_z) *	0.10	d^{-1}
Detritus		
Detritus (1) Remineralisierungsparameter (μ_{d1})	0.05	d^{-1}
Detritus (2) Remineralisierungsparameter (μ_{d2})	0.01	d^{-1}
Detritus (1) Sinkgeschwindigkeit (w_{d1}) *	3	d^{-1}
Detritus (2) Sinkgeschwindigkeit (w_{d2}) *	1	d^{-1}
Ammonium		
Ammonium Remineralisierungsparameter (μ_{nh})	0.25	d^{-1}

4. Ergebnisse des Modellstandardlaufes

Für das Modell BIOM wurde zunächst mit dem oben beschriebenen Parametersatz ein Standardlauf durchgeführt, der in diesem Kapitel beschrieben und interpretiert wird. Die Zeitläufe der Vertikalverteilungen zeigen die Kompartimente und Prozesse in den oberen 100 m der Wassersäule - der biologisch aktivsten Schicht. In Tiefenprofilen wird die vertikale Verteilung der Variablen für drei ausgewählte Tage dargestellt, die den unterschiedlichen Systemzuständen entsprechen, wie sie in Kapitel 2 aus den Felddaten extrahiert wurden (Tag 1172: Wintersystem; Tag 1263: Frühjahrssystem; Tag 1305: Sommersystem). Die Konzentrationen der partikulären Kompartimente sowie des Ammoniums wurden zu Beginn des Modellaufes auf $10^{-4} \text{ mmol N m}^{-3}$ festgesetzt, während die Konzentrationen des Nitrats zu Beginn des Laufes einen Gradienten von 14 - 17 mmol N m^{-3} über die gesamte Wassersäule aufwiesen. Aufgrund einer schwach ausgeprägten Sensitivität gegenüber den Ausgangsbedingungen benötigt das Modell drei Jahre, bis es einen Gleichgewichtszustand erreicht hat und damit die Jahresgänge reproduzierbar sind. Aufgrund dieses Einschwingverhaltens wird im folgenden jeweils das vierte Modelljahr (Tag 1095 bis 1460) dargestellt und für Berechnungen der Jahresintegrale verwendet. Die Parameterwerte wurden zu Beginn des Standardlaufes vorgegeben und über die gesamte Simulationszeit konstant gehalten. Bei der Interpretation der Modellergebnisse in diesem Kapitel ist zu beachten, daß sie vor dem Hintergrund der spezifischen Modellstruktur mit ihrer beschränkten Anzahl von Kompartimenten und interaktiven Prozessen durchgeführt wird. Dies kann dazu führen, daß einzelne Zusammenhänge nicht mit 'natürlichen' Ergebnissen in Einklang sind.

4.1 Die Ökosystemkompartimente im modellierten Jahreszyklus

In diesem Kapitel werden die simulierten Jahreszyklen der Ökosystemvariablen dargestellt und interpretiert. Die Komplexität des Systems erfordert es, daß wiederholt auf Prozesse verwiesen wird, die erst später detailliert beschrieben werden.

4.1.1 Phytoplankton

Die Verflachung der Deckschicht führt, bei ausreichender Strahlung in der Wassersäule, zu einem steilen Anstieg der Phytoplanktonkonzentration im Frühjahr (Abbildung 15). Diese Phytoplanktonblüte erreicht mit $3.7 \text{ mmol N m}^{-3}$ ihr Maximum Mitte Juni und zeigt anschließend einen steilen Abfall bis in den Juli hinein. Die Phytoplanktonkonzentration in der Deckschicht bleibt bis zum Ende der Vegetationsperiode im September auf einem niedrigen Niveau von unter $0.2 \text{ mmol N m}^{-3}$.

Die Vertikalverteilung zeigt die starke Anlehnung der Phytoplanktonakkumulation an die sich verflachende Deckschicht (Abbildung 16). Deutlich sind ebenfalls erhöhte Phytoplanktonkonzentrationen während der Blüte unterhalb der Sprungschicht zu erkennen. Diese Zellen stellen eine

aktive 'sub surface' Population dar, was durch Produktionsraten von bis zu $2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ bestätigt wird (Abbildung 26). Diese Population basiert auf Planktonzellen, die bei der Verflachung der Deckschicht durch diffusive Prozesse in Tiefen unterhalb der Pyknokline (Dichtesprungschicht) transportiert worden sind. Ausreichende Lichtintensitäten und Nährstoffe führen dann zu erhöhten Produktionsraten und zur Akkumulation des Phytoplanktons. Die Abnahme im Juli, besonders in Tiefen zwischen 30 und 60 m, ist auf einen erhöhten Freßdruck des Zooplanktons zurückzuführen, auf den etwas später noch eingegangen wird.

In Abbildung 18 A ist die vertikale Phytoplanktonverteilung im Tiefenprofil für die drei ausgewählten Tage dargestellt. Hier wird die 'sub surface' Population noch während des Sommersystems bestätigt.

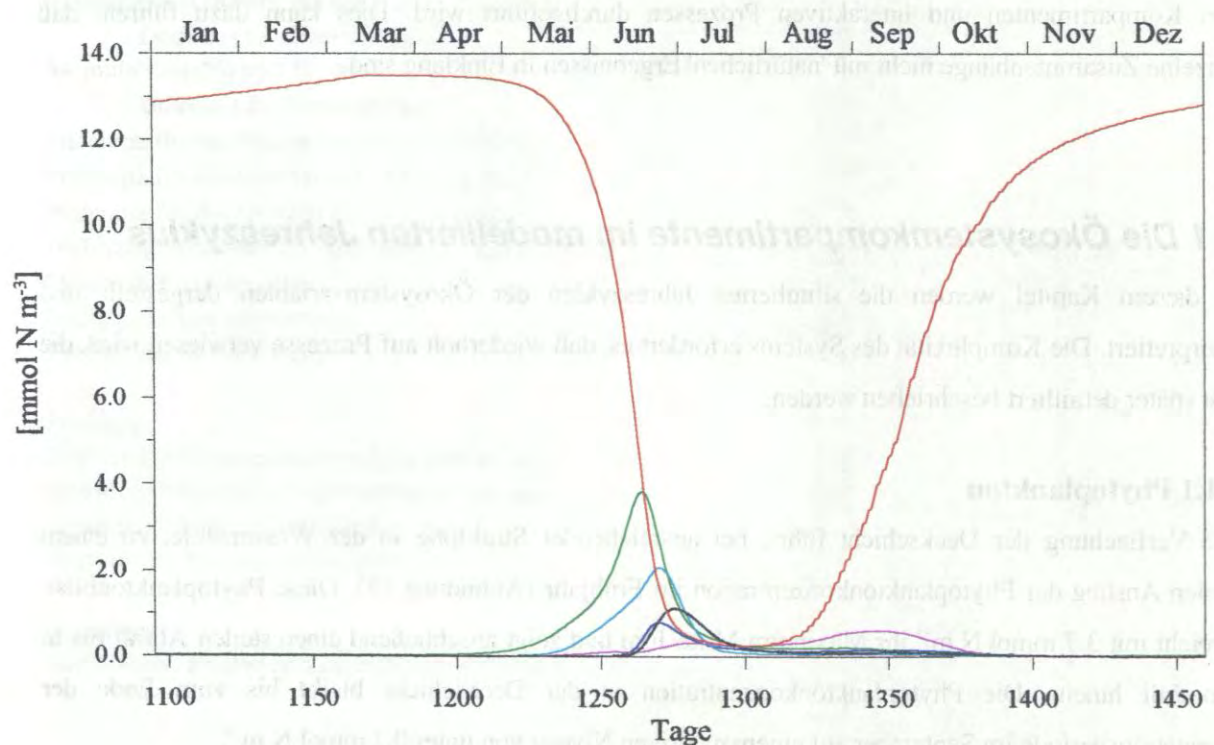


Abbildung 15: Jahresgänge der Ökosystemvariablen in der Deckschicht (— : Nitrat; — : Phytoplankton; — : Zooplankton; — : Detritus (SSD); — : Detritus (LSD); — : Ammonium)

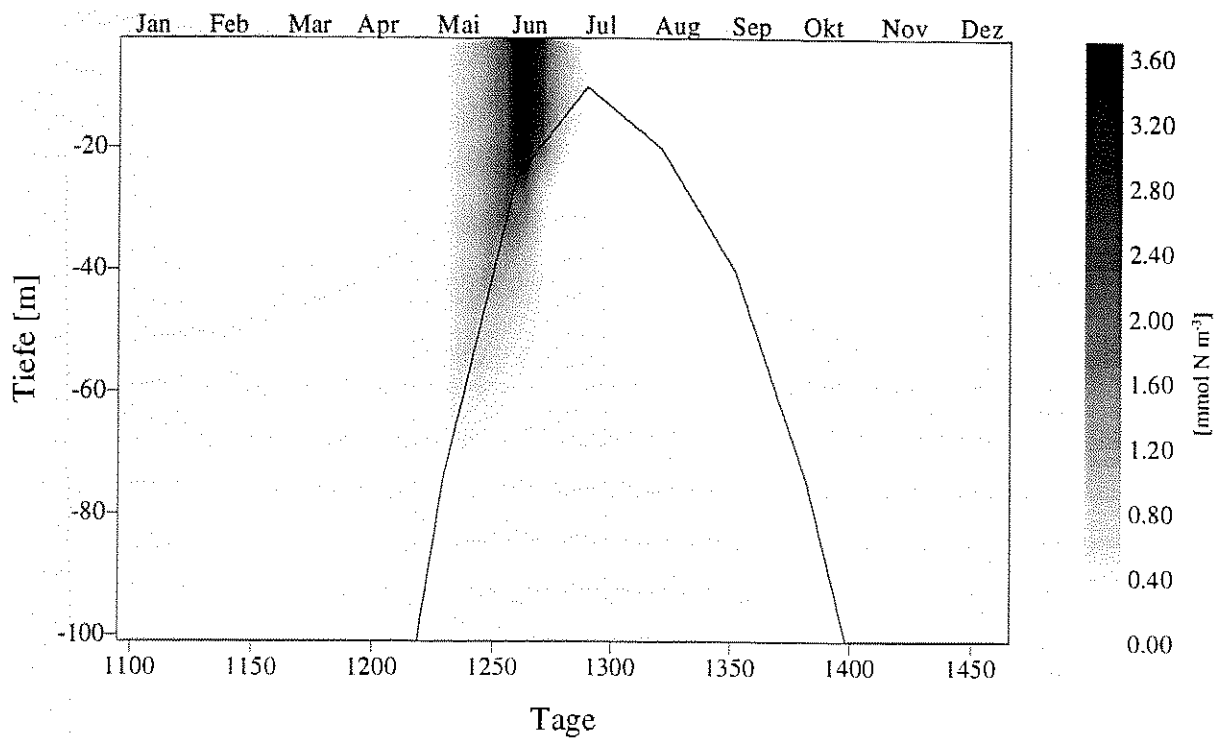


Abbildung 16: Vertikalverteilung des Phytoplanktons im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

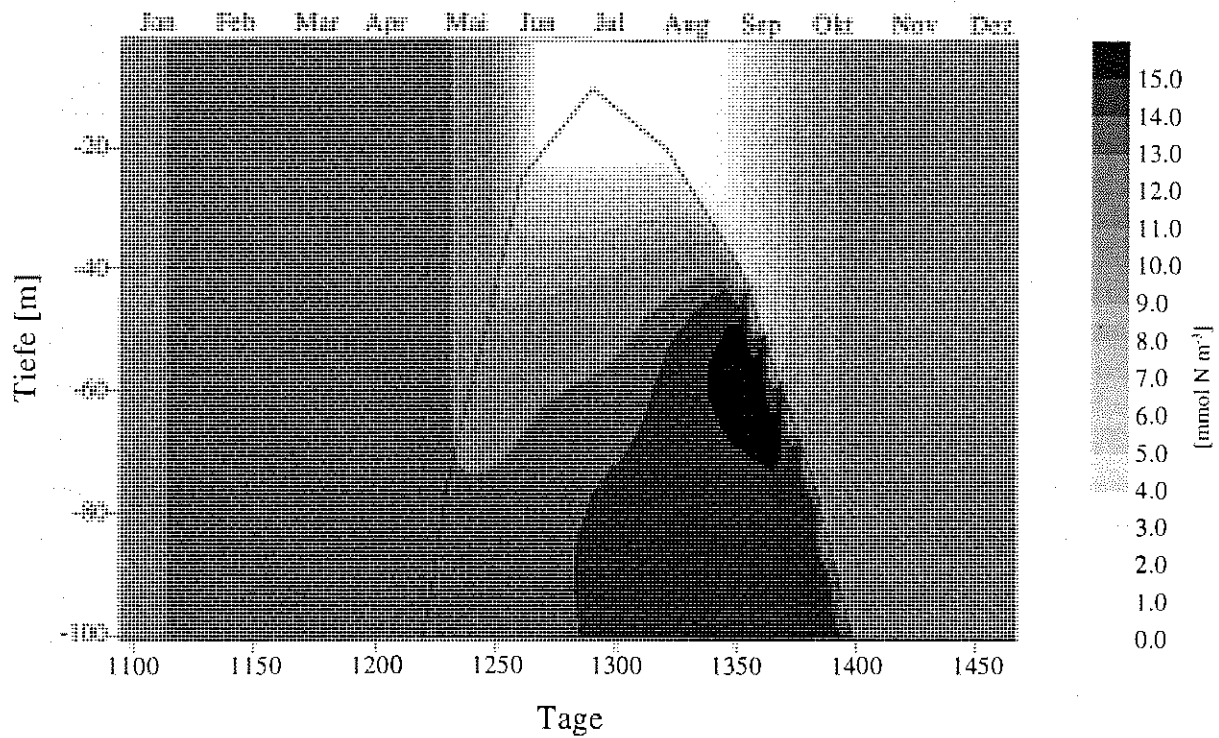


Abbildung 17: Vertikalverteilung des Nitrats im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

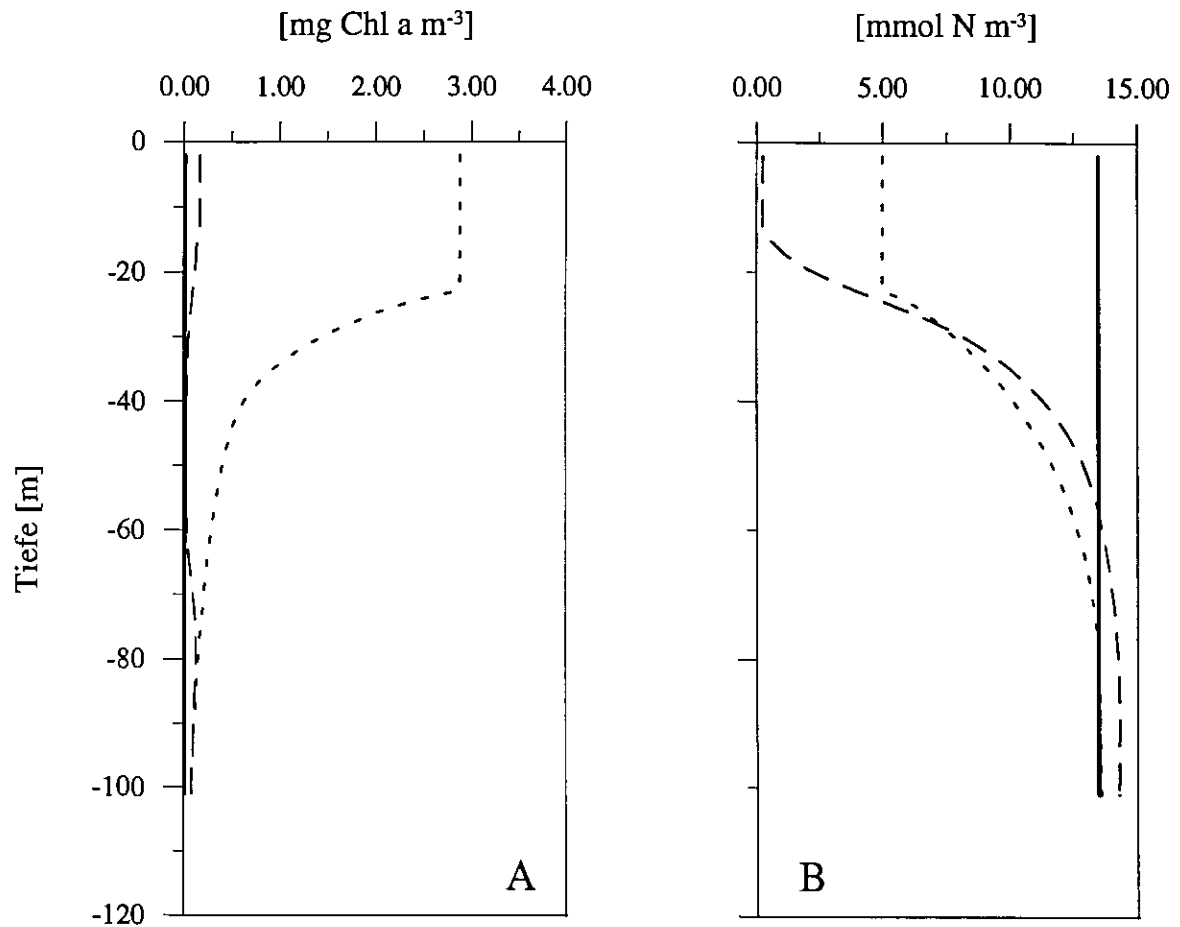


Abbildung 18: Tiefenprofile des Phytoplanktons (A) und Nitrats (B) (— : Wintersystem; ---- : Frühjahrssystem; — · — : Sommersystem)

4.1.2 Nitrat

Mit zunehmendem Phytoplanktonwachstum kommt es zur Zehrung des Nitrat in der Deckschicht (Abbildung 15 und 18 B), die Konzentrationen um $0.5 \text{ mmol N m}^{-3}$ erreicht. Diese Konzentrationen bleiben über zwei Monate auch unterhalb der Deckschicht erhalten, was mit einer Kompensation der diffusiven Eimischung durch die Primärproduktion erklärt werden kann (Abbildung 17). Bemerkenswert ist die Tatsache, daß das Nitrat in der Deckschicht während der Wachstumsperiode nicht vollständig aufgezehrt wird. Dieses kann im Modell mit dem einsetzenden Freßdruck des Zooplanktons und somit niedriger Phytoplanktonkonzentrationen, bzw. der Verfügbarkeit von Ammonium in der Wassersäule erklärt werden, die eine Hemmung der Nitrataufnahme verursacht. Im September ist in Tiefen zwischen 50 und 70 m ein starkes Nitratmaximum zu erkennen. Dieses Maximum wird verursacht durch Prozesse, die einerseits tote organische Substanz zu Ammonium abbauen und andererseits das Ammonium zu Nitrat oxidieren (Nitrifikation). Da dieser Prozeß Licht inhibiert ist, findet er im Modell erst ab einem Lichtniveau unter 1 Watt m^{-2} statt. Mit der Vertiefung der Deckschicht wird im Herbst

wieder Nitrat aus den tieferen Schichten der Wassersäule in die Deckschicht eingemischt (Abbildung 17). Dadurch erreicht die Nitratkonzentration im März wieder ihre maximale Höhe von $13.5 \text{ mmol N m}^{-3}$. Abbildung 18 B zeigt die Nitratverteilung im Tiefenprofil für die drei ausgewählten Phasen. Deutlich ist hier die homogene Verteilung vor Beginn des Phytoplanktonwachstums in der Winterphase zu erkennen.

4.1.3 Zooplankton

Etwa eineinhalb Monate nach dem Beginn des Phytoplanktonwachstums kann eine deutliche Zunahme der Zooplanktonkonzentration in der Deckschicht beobachtet werden (Abbildung 15). Diese erreicht mit $0.8 \text{ mmol N m}^{-3}$ im Juni ihr Maximum. Die Vertikalverteilung des Zooplanktons zeigt dagegen eine starke Akkumulation in Tiefen unterhalb der Deckschicht, die Konzentrationen von bis zu $1.6 \text{ mmol N m}^{-3}$ erreichen (Abbildung 19). Die dargestellte Verteilung wird einerseits durch die erhöhte Mortalität des Zooplanktons in stark beleuchteten Schichten der Wassersäule verursacht, andererseits orientiert sich das Zooplankton stark am Vorkommen des Futters, wodurch der schräge Verlauf des Maximums zu erklären ist. Die Tiefenprofile der Zooplanktonkonzentration zeigen in Abbildung 21 dieses Maximum zur Zeit der Sommerphase in etwa 50 m Tiefe sehr deutlich. Der Einfluß des Zooplanktons auf die übrigen partikulären Kompartimente des Ökosystems ist besonders in der Vertikalverteilung des Phytoplanktons zu erkennen (Abbildung 16). Hier kann durch sehr niedrige Konzentrationen zur Zeit des Zooplanktonmaximums in der entsprechenden Tiefe auf die Freßaktivität der Copepoden geschlossen werden.

4.1.4 Ammonium

In der Deckschicht sind während des gesamten Modelljahres nur geringe Ammoniumkonzentrationen bis $0.3 \text{ mmol N m}^{-3}$ anzutreffen (Abbildung 15). Steigende Konzentrationen sind auf die Exkretion des Zooplanktons zurückzuführen. Die Aufnahme von Ammonium durch das Phytoplankton verhindert im Frühjahr und Sommer eine Akkumulation, so daß erst im Herbst (September) bei geringen Phytoplanktonkonzentrationen ein Deckschicht-Maximum ($0.6 \text{ mmol N m}^{-3}$) erreicht werden kann. Die Vertikalverteilung (Abbildung 20) zeigt ein starkes Maximum mit Konzentrationen bis zu $2.4 \text{ mmol N m}^{-3}$ in 35 m Tiefe. Dieses Maximum wird wiederum überwiegend durch die Exkretion des Zooplanktons, durch den Abbau des LSD und fehlende Aufnahme verursacht. Die Tiefenprofile des Ammoniums zeigen einen ähnlichen Verlauf wie die des Zooplanktons, das Maximum liegt aber in einer geringeren Tiefe (Abbildung 21 B).

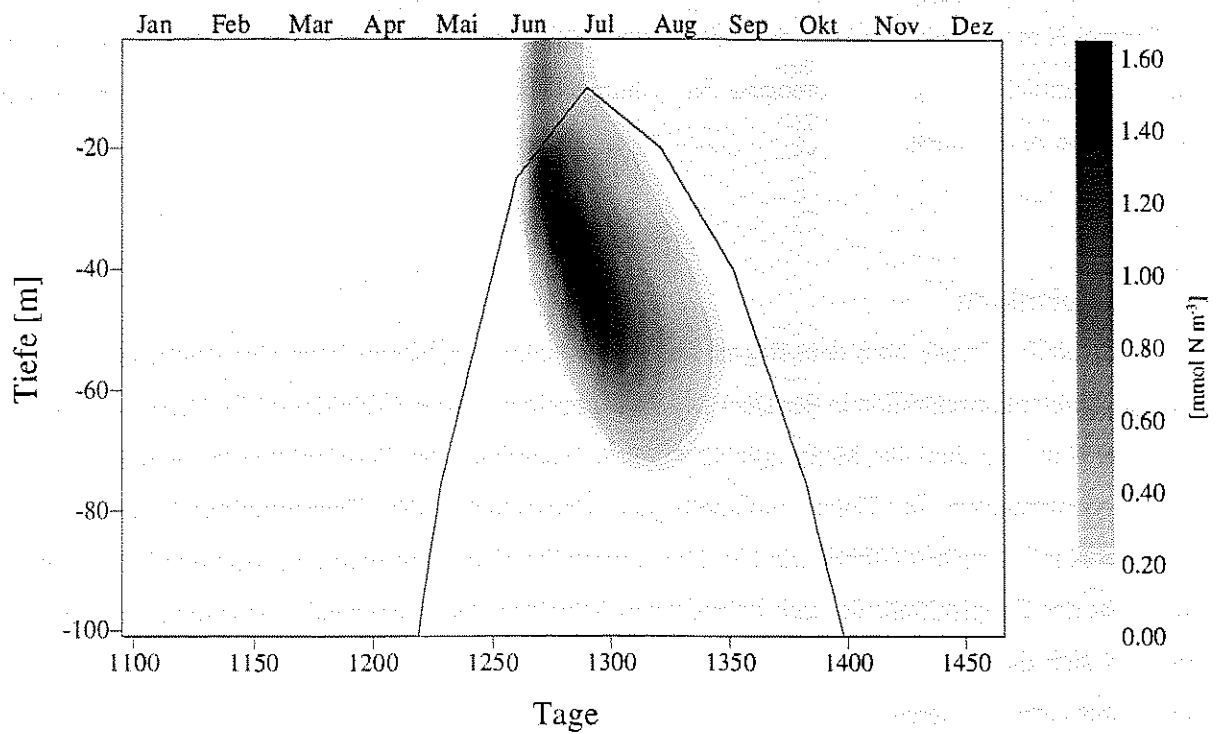


Abbildung 19: Vertikalverteilung des Zooplanktons im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

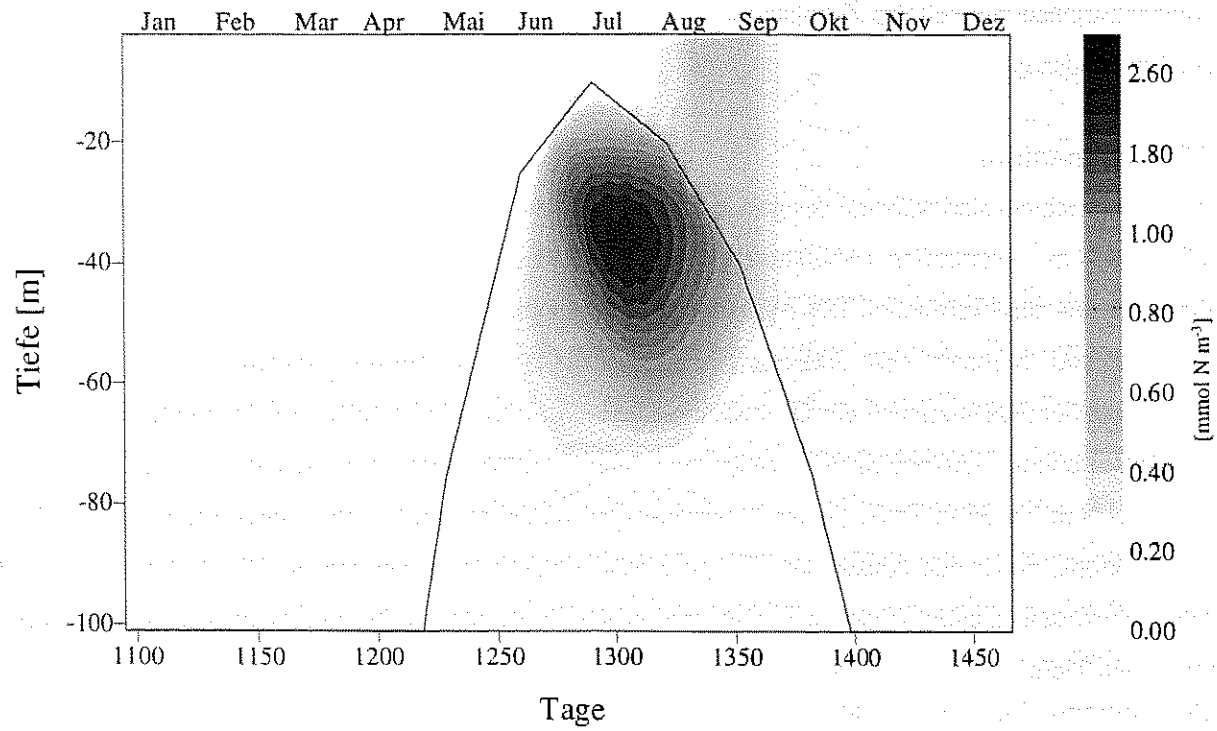


Abbildung 20: Vertikalverteilung des Ammoniums im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

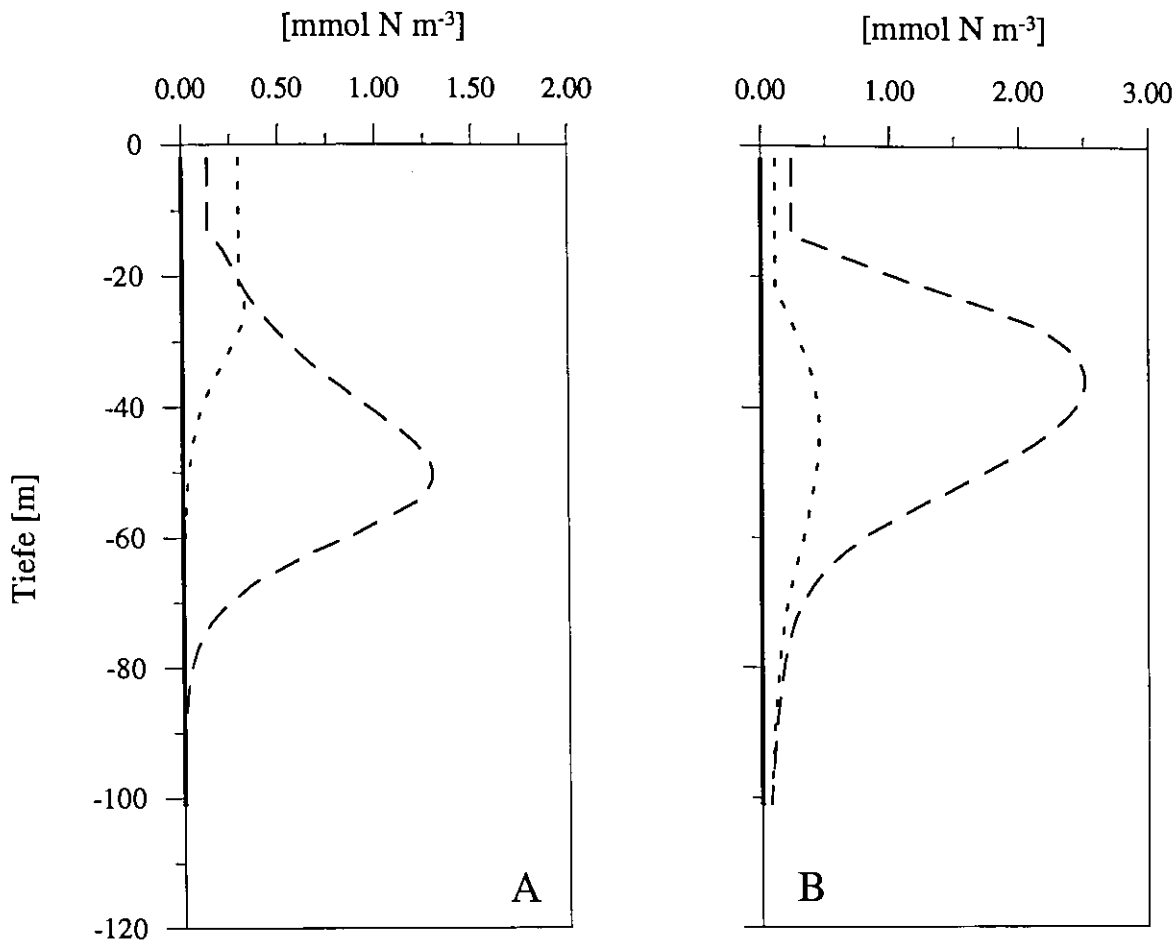


Abbildung 21 Tiefenprofile des Zooplanktons (A) und des Ammoniums (B) (— : Wintersystem; - - - : Frühjahrssystem; — · — : Sommersystem)

4.1.5 Schnell sinkender Detritus (SSD)

Zeitlich um wenige Tage zur Frühjahrsblüte versetzt, beginnt durch die natürliche Mortalität des Phytoplanktons die Konzentration des SSD in der Deckschicht zu steigen und erreicht dabei maximale Konzentrationen von 2 mmol N m^{-3} (Abbildung 15). Durch das Absinken und den Freßdruck des Zooplanktons auf dem SSD wird eine weitere Akkumulation von Phytodetritus in der Deckschicht während des Sommers verhindert, so daß die Verteilung eine zeitlich eng begrenzte Struktur mit einem Maximum unterhalb der Deckschicht zeigt (Abbildung 22). Der Einfluß des Zooplanktons im Sommer ist besonders in einer Tiefe unterhalb 40 m zu erkennen. Hier wird einerseits ein Absinken größerer Mengen Detritus durch Wegfraß verhindert, andererseits aber auch die Bildung von Detritus durch absterbendes Zooplankton ermöglicht. Die extrem niedrigen Konzentrationen während des Winters werden durch den ständig vorhandenen Abbau hervorgerufen. Die Tiefenprofile zeigen zur Zeit der Frühjahrsblüte ein deutliches Maximum in etwa 30 m Tiefe (Abbildung 24 A). Während der Sommerphase sind die Konzentrationen in den obersten 100 m aufgrund mangelnden Nachschubs von Phytodetritus und Verlust durch Freßaktivitäten des Zooplanktons bereits stark zurückgegangen, so daß das Maximum in 50 m Tiefe lediglich weniger als $0.5 \text{ mmol N m}^{-3}$ erreichen kann.

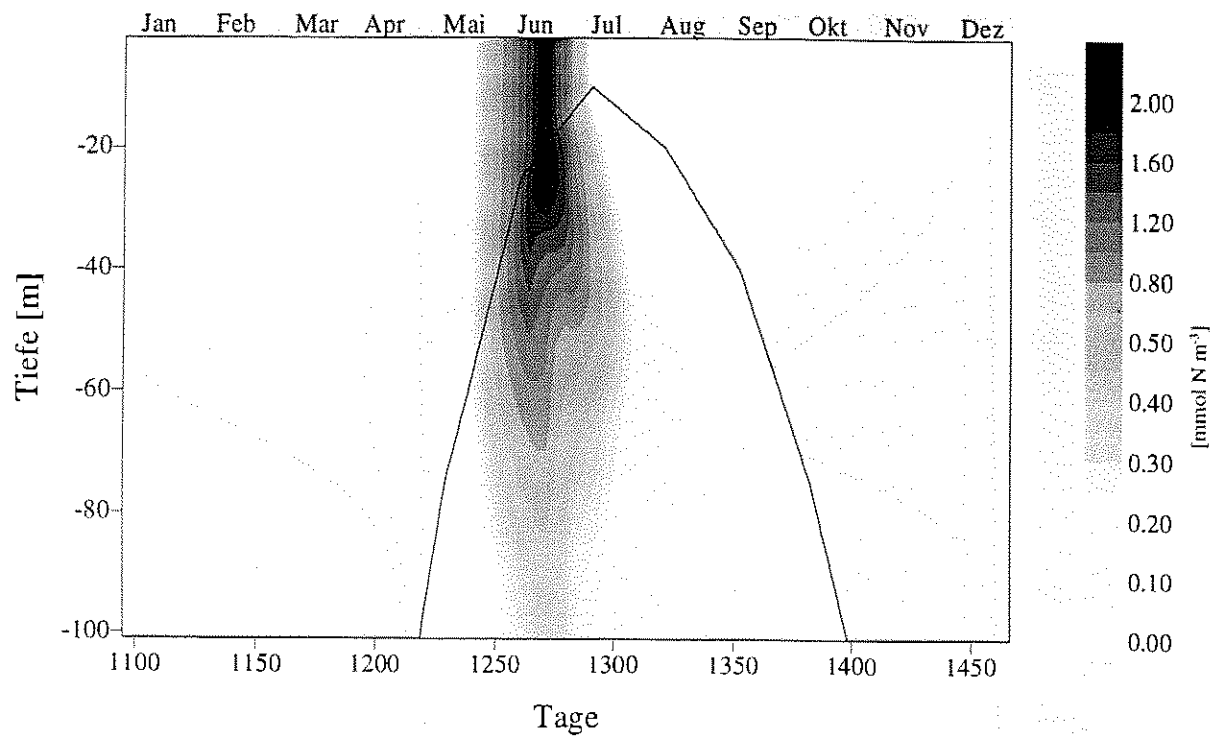


Abbildung 22: Vertikalverteilung des Detritus (SSD) im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)

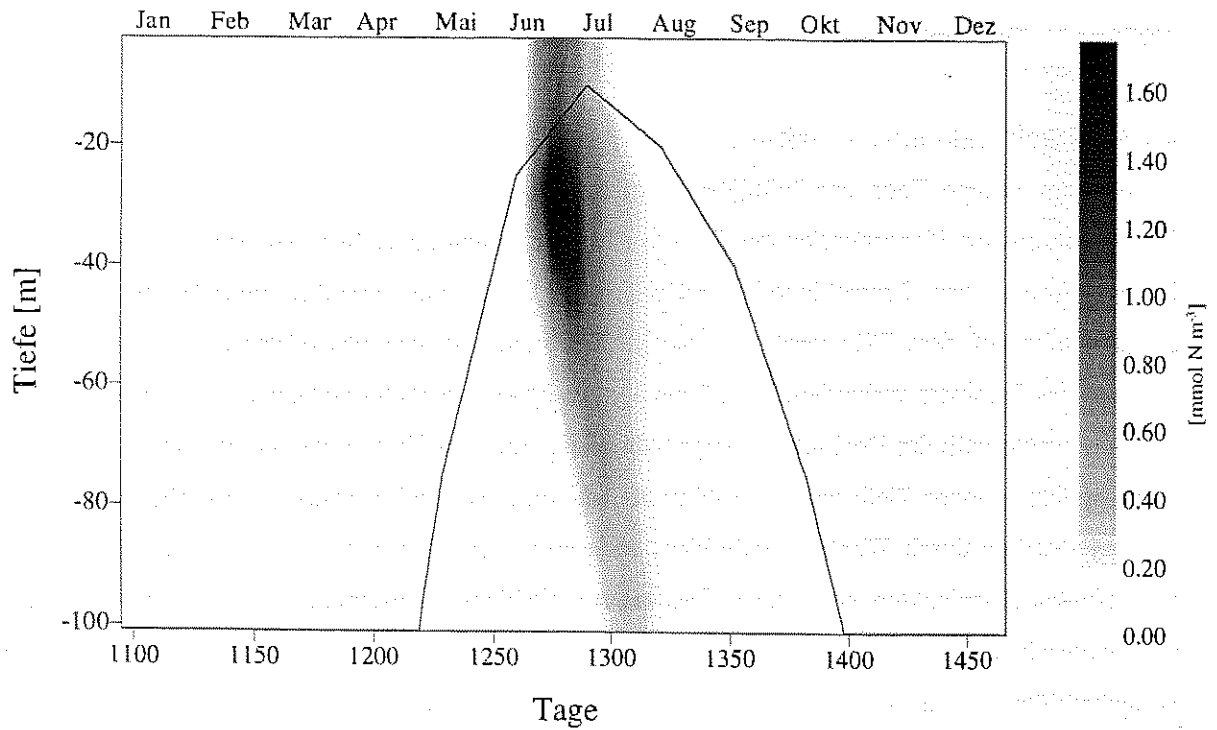


Abbildung 23: Vertikalverteilung des Detritus (LSD) im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)

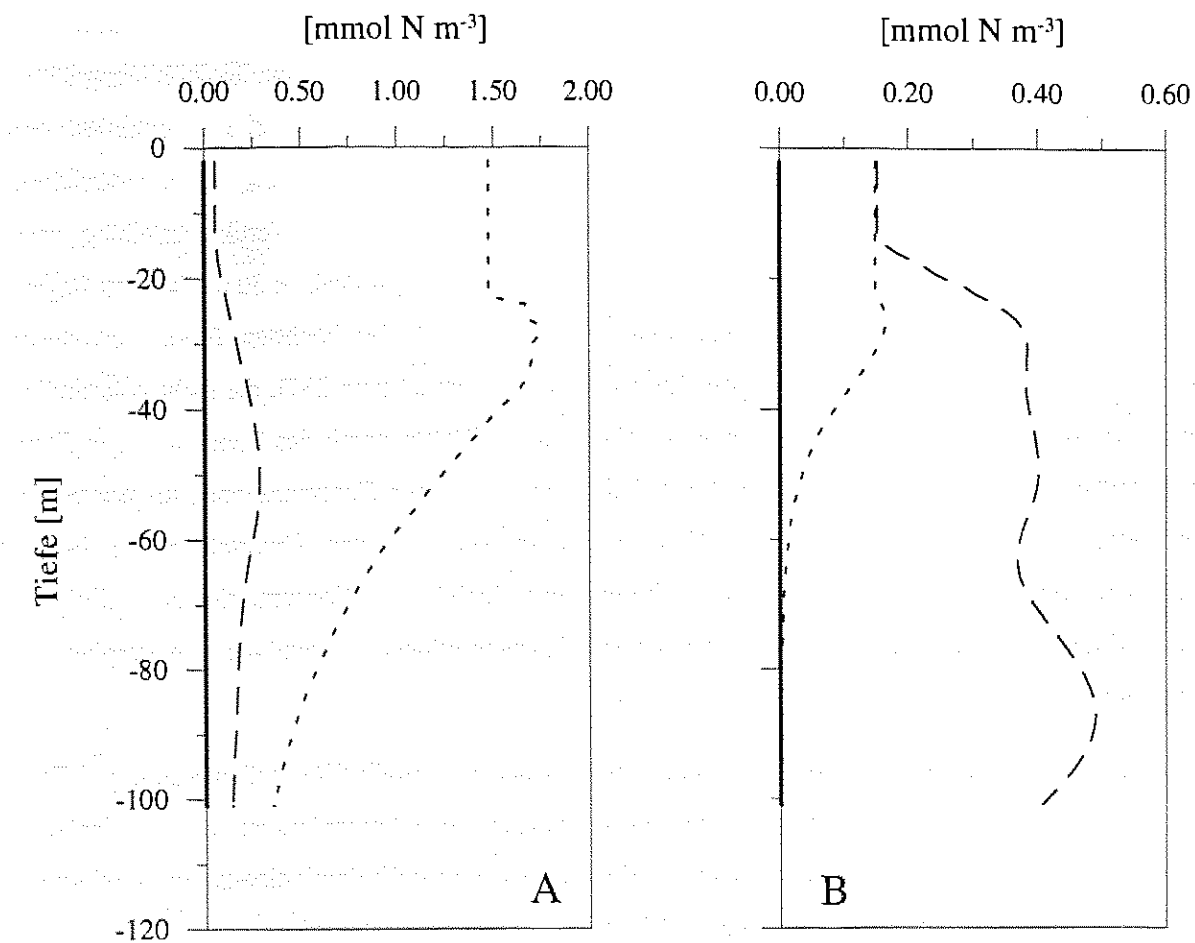


Abbildung 24: Tiefenprofile des SSD (A) und des LSD (B) (— : Wintersystem; ---- : Frühjahrssystem; — · — : Sommersystem)

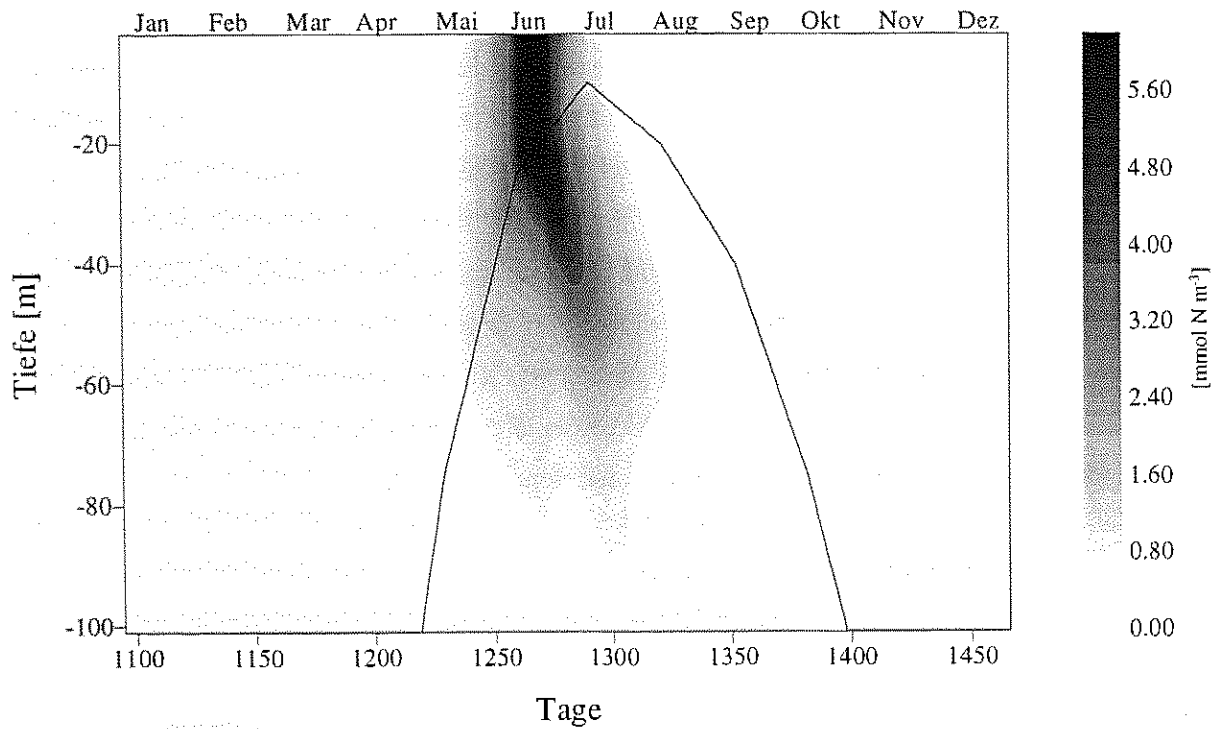


Abbildung 25: Vertikalverteilung des partikulären organischen Stickstoffs im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)

4.1.6 Langsam sinkender Detritus (LSD)

Der langsam sinkende Detritus zeigt eine enge Kopplung an das Zooplankton. In Abbildung 15 ist deutlich zeitliches Maximum in der Deckschicht erkennbar, das mit einer Konzentration von $1.1 \text{ mmol N m}^{-3}$ Ende Juni erreicht wird. Auch für dieses Kompartiment kann aufgrund des Absinkens keine weitere Akkumulation in der Deckschicht beobachtet werden. Die Vertikalverteilung zeigt wiederum die enge Kopplung mit dem Zooplankton (Abbildung 23). Ein Peak in 30 m Tiefe zu Beginn der Sommerphase verdeutlicht zeitlich und räumlich den Bereich der höchsten Produktion dieser Variablen. Als Ursachen für die Bildung des LSD sind, im Gegensatz zum SSD, die nicht vollständige Aufnahme von Futter (sloppy feeding) sowie die Egestion von Futter durch das Zooplankton in Form von Kotballen entscheidend. Auch für den LSD sind die sehr niedrigen Konzentrationen im Winter mit dem stetigen Abbau zu erklären. Die Tiefenprofile verdeutlichen den Unterschied der beiden Detrituskompartimente: Während der SSD, wie beschrieben, die höchsten Konzentrationen zur Zeit der Frühjahrsblüte aufweist, sind für den LSD die höchsten Konzentrationen während der Sommerphase zu beobachten.

Abbildung 25 zeigt die Verteilung des partikulären organischen Stickstoffs (PON) über Raum und Zeit. Dieses Kompartiment beinhaltet sowohl die 'lebenden' Kompartimente Phytoplankton und Zooplankton, als auch das 'tote' Material der Kompartimente SSD und LSD und stellt damit eine zusammengesetzte Variable dar, die für die spätere Validierung der Modellergebnisse benötigt wird.

4.2 Interaktive Prozesse zwischen den Kompartimenten

In diesem Kapitel werden die Prozesse beschrieben, die zwischen den verschiedenen Kompartimenten des Ökosystems ablaufen und somit eine Veränderung dieser Variablen über Raum und Zeit verursachen. Da einige dieser Prozesse erst unterhalb der Deckschicht, bzw. unterhalb der euphotischen Zone zum Tragen kommen, wird in diesem Kapitel auf eine separate Darstellung der Jahresgänge für die Deckschicht verzichtet. Das Ausmaß der Prozesse in Raum und Zeit wird deshalb nur als Vertikalverteilungen dargestellt. Die modellierten Prozesse können in vier große Gruppen gegliedert werden, die im folgenden separat behandelt werden: Primärproduktion (Aufnahme von Nährstoffen durch das Phytoplankton), Grazing (Fraß von partikulären Kompartimenten durch das Zooplankton), Remineralisation (Recycling von Nährstoffen aus partikulärer organischer Substanz) und Bildung von Detritus (durch Planktonmortalität sowie Egestion und sloppy feeding).

4.2.1 Primärproduktion

In diesem Kapitel wird die Primärproduktion über das Redfield Verhältnis in gebräuchliche Kohlenstoffeinheiten umgerechnet (vgl. Kapitel 3.1). Sie zeigt mit Raten bis $120 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ein starkes Maximum zur Zeit der Frühjahrsblüte. Auf einen starken Abfall der Primärproduktion mit abnehmender Phytoplanktonpopulation folgt die Sommerphase, in der sich die Produktionsraten auf einem niedrigen Niveau unter $5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ einpendeln (Abbildung 26). Wie die Verteilung des

Zooplanktons sowie diejenigen der Nährstoffe Nitrat und Ammonium in der Wassersäule gezeigt haben, werden diese niedrigen Phytoplanktonkonzentrationen und damit einhergehenden Produktionsraten im Modell durch den hohen Freßdruck des Zooplanktons und nicht durch mangelnde Nährstoffe in der Deckschicht verursacht.

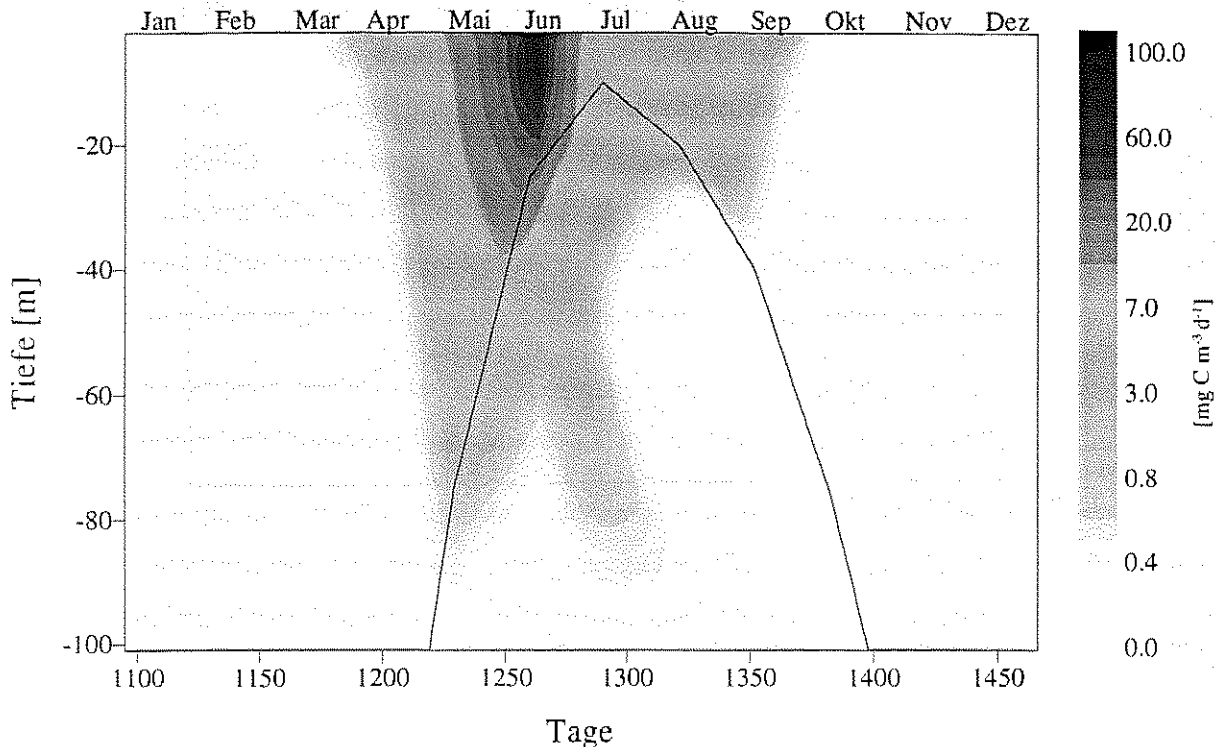


Abbildung 26: Vertikalverteilung der Primärproduktion im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)

Die in Abbildung 26 dargestellte Primärproduktion basiert auf der Aufnahme von Nitrat und Ammonium. Sie wird im folgenden daher als Gesamt Produktion bezeichnet. Das Modell hat darüber hinaus die Möglichkeit, zwischen der Aufnahme der beiden Nährstoffe zu unterscheiden. Dadurch ist es außerdem möglich, die Primärproduktion in Neue und Regenerierte Produktion (Dugdale & Goering, 1967) zu trennen. Quellen für allochthonen Stickstoff bestehen in der Einmischung durch diffusive Prozesse und entrainment (Kraus & Turner, 1967) in die Deckschicht, die besonders im Herbst und Winter während der Vertiefungsphase der Deckschicht eine wesentliche Rolle spielen. Für das Ammonium können diese Prozesse aufgrund der sehr niedrigen Konzentrationen vernachlässigt werden, diese Prozesse lediglich für das Nitrat als neuer Nährstoff in der Deckschicht von Bedeutung sind. Damit kann gleichzeitig die Neue Produktion mit der Nitrataufnahme des Phytoplanktons gleichgesetzt werden. Diese ist in Abbildung 27 dargestellt und zeigt zur Zeit der Frühlingsblüte maximale Raten. Im Herbst (September) ist noch einmal eine leichte Erhöhung der Nitrataufnahme zu erkennen, die aber durch die Anwesenheit einer relativ hohen Ammoniumkonzentration gehemmt wird.

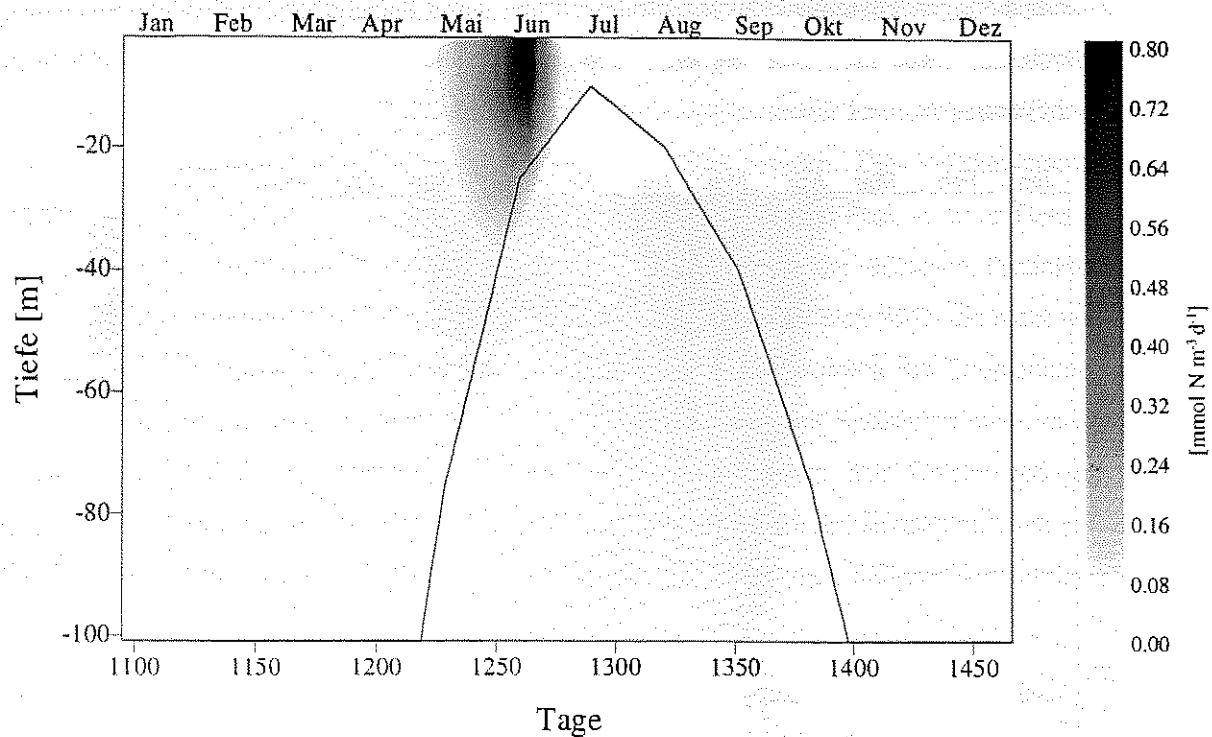


Abbildung 27: Vertikalverteilung der Nitrataufnahme durch das Phytoplankton im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)

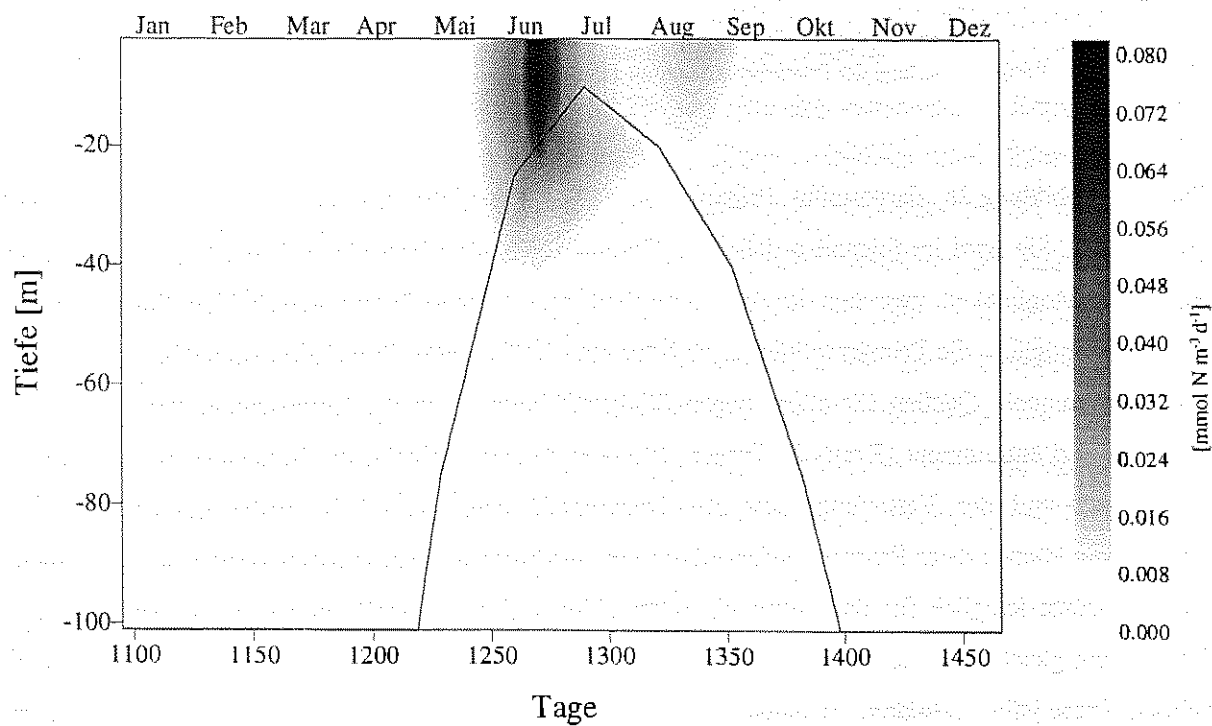


Abbildung 28: Vertikalverteilung der Ammoniumaufnahme durch das Phytoplankton im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)

Da in BIOM lediglich mit zwei verschiedenen Stickstoffkomponenten gearbeitet wird, stellt das Ammonium den einzig möglichen regenerierten Stickstoff in der Deckschicht dar. Durch die Exkretion des Zooplanktons und mikrobielle Abbauprozesse von organischer Substanz (Detritus) zu Ammonium kann dieser Bestand während der Vegetationsperiode ständig regeneriert werden. Die Lokalisierung und Quantität dieser Prozesse wird im Detail weiter unten beschrieben. In Abbildung 28 ist die vertikale Verteilung der Ammoniumaufnahme durch das Phytoplankton dargestellt. Ihre maximale Rate erreicht mit $0.8 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ lediglich 10 % der Nitrataufnahme, ist sie während der gesamten oligotrophen Phase jedoch deutlich zu erkennen. Die starke Abnahme der Ammoniumaufnahme im August und September zwischen 40 - 60 m Tiefe ist auf die schlechten Lichtverhältnisse in diesen Tiefen zurückzuführen. Diese hemmen einerseits die Produktion des Phytoplanktons, andererseits ermöglichen sie die Remineralisierung zu Nitrat, was wiederum zur Abnahme des verfügbaren Ammoniums führt.

Über ein Jahr integriert erreicht die Gesamtproduktion eine Rate von $48 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, während für die Neue und Regenerierte Produktion Raten von $40 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, bzw. $8 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ simuliert werden.

Abbildung 29 zeigt das f-ratio im Jahresgang. Sehr hohe Werte werden während der Frühjahrsphase und im Herbst erreicht, die den hohen Anteil der Neuen Produktion an der Gesamt Produktion veranschaulichen. Dabei können aber keine wesentlichen Unterschiede zwischen Deckschicht und gesamter Wassersäule festgestellt werden, was die Hauptaktivität der Primärproduktion innerhalb der Deckschicht verdeutlicht.

Abbildung 30 zeigt den Jahresgang des f-ratio im Verhältnis zur Neuen Produktion. Hier wird besonders deutlich die 'klassische' Frühjahrsblüte des Phytoplanktons veranschaulicht, deren höchste Raten auf der Neuen Produktion basieren. Gleichzeitig wird ein hohes f-ratio beobachtet, was die schwache Ausprägung des regenerierten Systems mit einem niedrigen Anteil Regenerierter Produktion bestätigt.

Im Sommer ist bei einem schnellen Rückgang der Neuen Produktion eine Verringerung des f-ratio zu beobachten. Dies kann mit der ansteigenden Konzentration des Zooplanktons und seines Exkretionsproduktes Ammonium erklärt werden, durch welches die Regenerierte Produktion einen höheren Anteil an der gesamten Primärproduktion erreicht. Mit einsetzender Vertiefung der Deckschicht und dadurch verursachtem entrainment im Herbst sowie rückläufiger Zooplanktonkonzentrationen zeigt auch das f-ratio wieder höhere Werte, während die Neue Produktion durch einsetzenden Lichtmangel stetig abnimmt. Das jährliche f-ratio erreicht einen Wert von 0.84

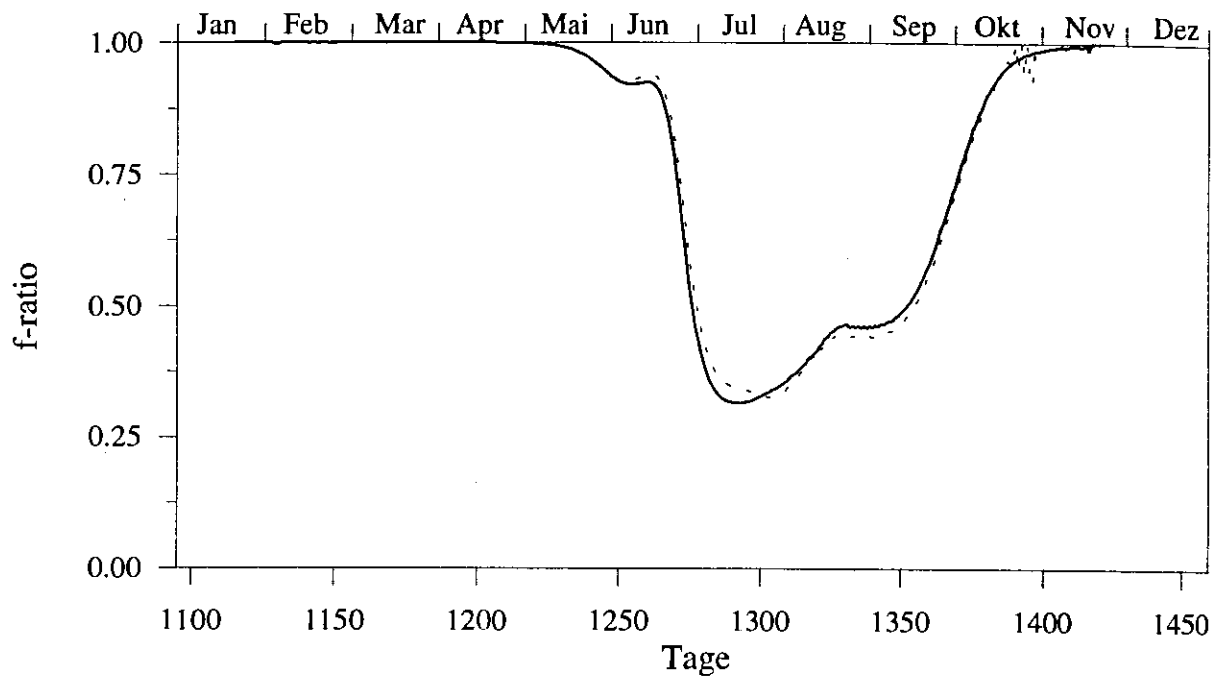


Abbildung 29: Jahresgang des f-ratio für die Deckschicht (—) und die gesamte Wassersäule (- - -)

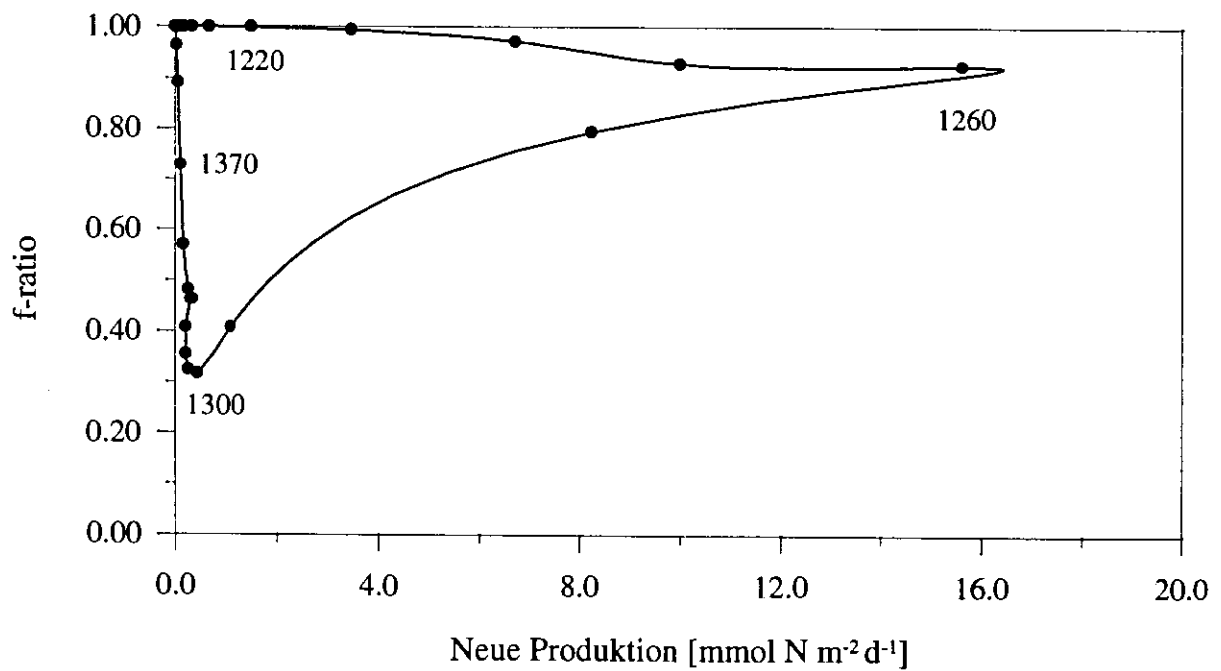


Abbildung 30: Jahresgang des f-ratio im Verhältnis zur Neuen Produktion. Die Punkte geben die Tage des Modelljahres an

4.2.2 Freßdruck

Der Wegfraß von Futter durch das Zooplankton (Grazing) führt einerseits zu Verlusten partikulärer Substanz und damit zu geringeren Konzentrationen von SSD. Dabei findet ein Übergang von SSD zu LSD statt, der Auswirkungen auf den Abbau zu gelösten Nährstoffen und dadurch auch auf das Sedimentmuster hat.

Die Vertikalverteilung des Freßdrucks auf das Phytoplankton ist in Abbildung 31 dargestellt. Sie zeigt deutlich maximale Raten bis zu $0.42 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ innerhalb der Deckschicht. Durch diese Freßaktivität kann das Zooplankton in der Deckschicht eine bestimmte Konzentration aufbauen, die durch Futtermangel und Mortalität im Laufe des Sommers wieder abnimmt (Abbildung 15). Das regenerierte System während der Sommerphase kann eine bestimmte Zooplanktonbiomasse aufrechterhalten. Dies wird durch das als Futter zur Verfügung stehende Phytoplankton in der Deckschicht ermöglicht, und durch die Freßaktivität belegt (Abbildung 31). Darüberhinaus machen die Abbildung 32 und 33 deutlich, daß während der Sommerphase das Grazing auf die Detrituskompartimente in der Deckschicht zu vernachlässigen ist. Unterhalb der Deckschicht kann die Freßaktivität des Zooplanktons auf dem Phytoplankton besonders im Bereich der 'sub surface' Population beobachtet werden.

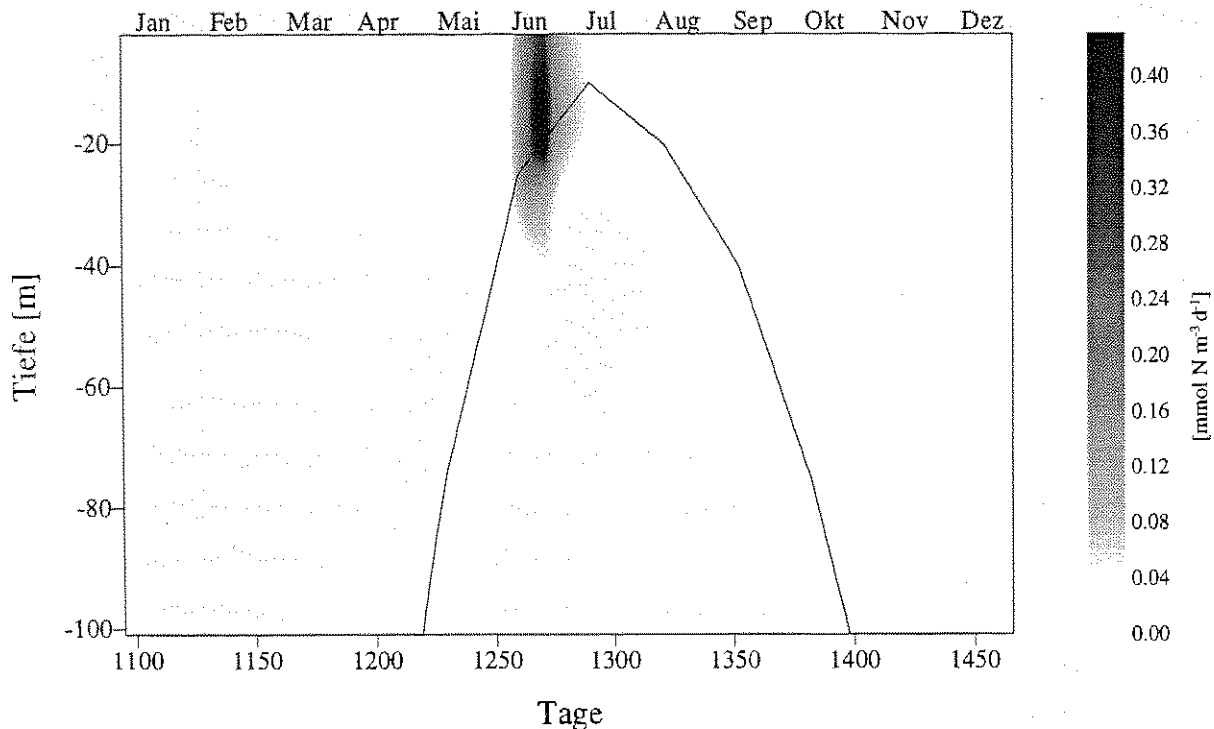


Abbildung 31: Vertikalverteilung des Zooplanktongrazing auf Phytoplankton im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

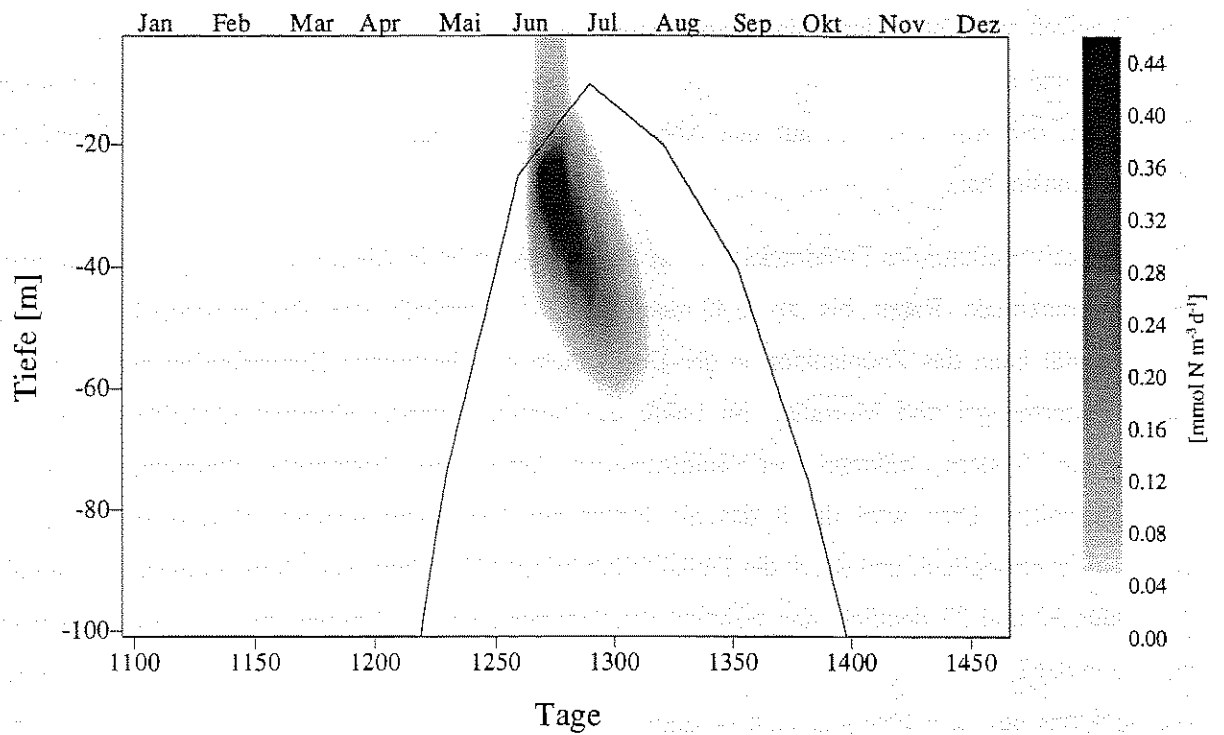


Abbildung 32: Vertikalverteilung des Zooplanktongrazing auf den Detritus (SSD) im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

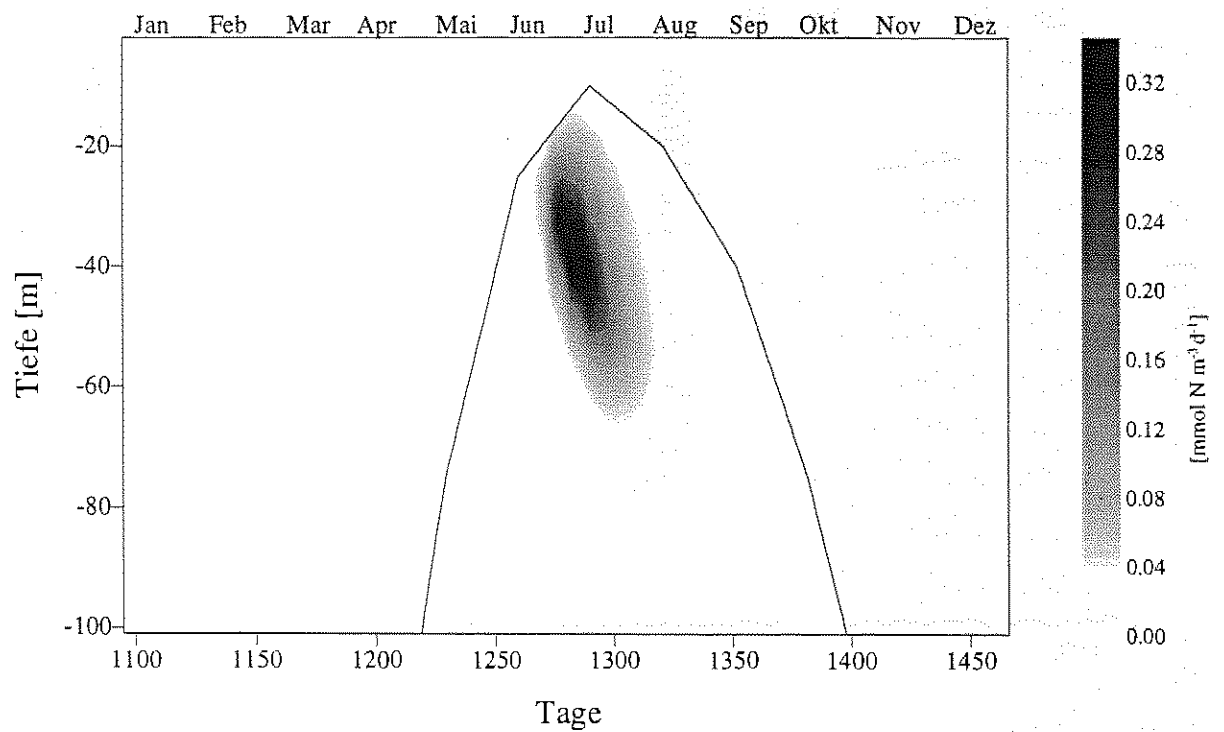


Abbildung 33: Vertikalverteilung des Zooplanktongrazing auf den Detritus (LSD) im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

Die Freßaktivität des Zooplanktons auf den SSD erreicht mit $0.45 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ihre maximalen Raten zu Zeiten des Zusammenbruchs der Frühjahrsblüte und damit den höchsten Anteil an der gesamten Freßaktivität. Damit ist die Interpretation für die Abnahme des Detritus unterhalb der Deckschicht bestätigt (vgl. Abbildung 22).

Nur wenige Tage verschoben tritt mit $0.34 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ das Maximum der Freßaktivität auf den LSD auf (Abbildung 33). Sie zeigt eine ähnliche Verteilung wie die Freßaktivität auf dem SSD, die durch eine ähnliche vertikale Verteilung dieser beiden Kompartimente verursacht wird. Da der LSD vom Zooplankton gleichzeitig gefressen (Abbildung 33) und produziert (Abbildung 38) wird, kann keine durch das Zooplankton verursachte Abnahme der Konzentration unterhalb der Deckschicht beobachtet werden.

4.2.3 Exkretion und Remineralisation

Ein besonders wichtiger Prozeß ist in diesem Zusammenhang die Exkretion von Ammonium durch das Zooplankton. Sie bildet den einzigen Prozeß in BIOM, der autochthone Nährstoffe in der Deckschicht bilden kann. Die vertikale Verteilung der Exkretion im Jahresgang zeigt erwartungsgemäß eine ähnliche Verteilung wie das Zooplankton (Abbildung 34). Sie erreicht dabei maximale Raten von $0.08 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ im Bereich maximaler Zooplanktonkonzentration. Deutlich ist die Exkretion während der gesamten oligotrophen Phase bis in den Herbst hinein zu erkennen.

Als einziger Prozeß für die Oxidation zu Nitrat ist der Abbau von Ammonium parametrisiert. Dieser Prozeß ist negativ mit dem Licht korreliert (vgl. Kapitel 3.3.5). Diese Einschränkung macht sich in der Tiefenverteilung in Form eines zweiten Maximums des Abbaus im Herbst bemerkbar (Abbildung 35), das zu einer starken Erhöhung der Nitratkonzentration in dieser Tiefe führt (Abbildung 17). Darüberhinaus ist eine Erhöhung der Ammoniumremineralisierung in 60 m Tiefe zur Zeit der Frühjahrsblüte zu erkennen, die durch eine hohe Phytoplanktonkonzentration in der Wassersäule und damit geringe Lichtintensitäten in dieser Tiefe ermöglicht wird.

Der Abbau von Detritus zu Ammonium ist wie die Ammoniumremineralisation an das Licht gekoppelt und findet daher überwiegend in größeren Tiefen statt. Während das Maximum des Abbaus für den SSD in etwa 80 m Tiefe zur Zeit der Frühjahrsblüte beobachtet wird (Abbildung 36), kann für den LSD das Maximum in Tiefen unter 100 m nachgewiesen werden (Abbildung 37). Die Vertikalverteilungen machen darüberhinaus die Auswirkungen der unterschiedlichen Sinkgeschwindigkeiten deutlich. Während der maximale Abbau des SSD nur wenige Tage nach seiner Entstehung beobachtet werden kann, macht der Vergleich von Abbildung 23 und Abbildung 37 die Verlagerung des maximalen LSD-Abbaus um etwa einen Monat nach seiner Entstehung deutlich. Die um eine Größenordnung niedrigeren Abbauraten des LSD sind auf die niedrigen Konzentrationen in der Tiefe des maximalen Abbaus zurückzuführen.

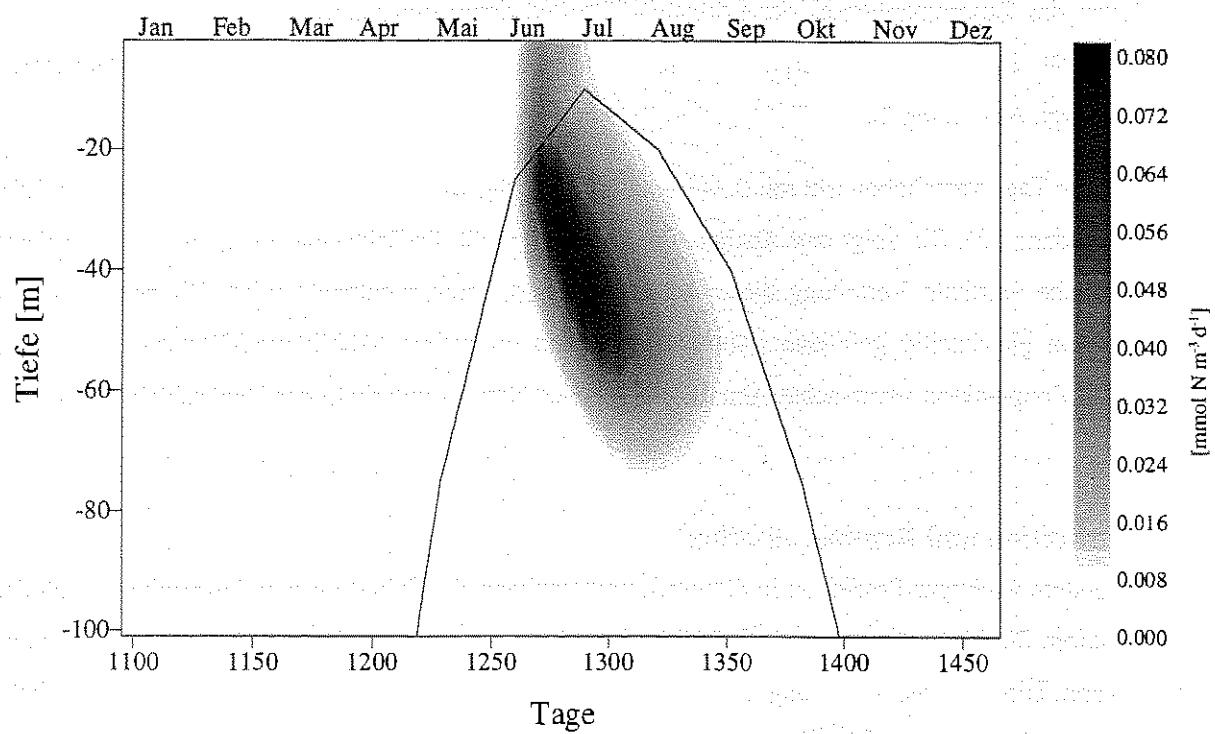


Abbildung 34: Vertikalverteilung der Zooplanktonexkretion im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

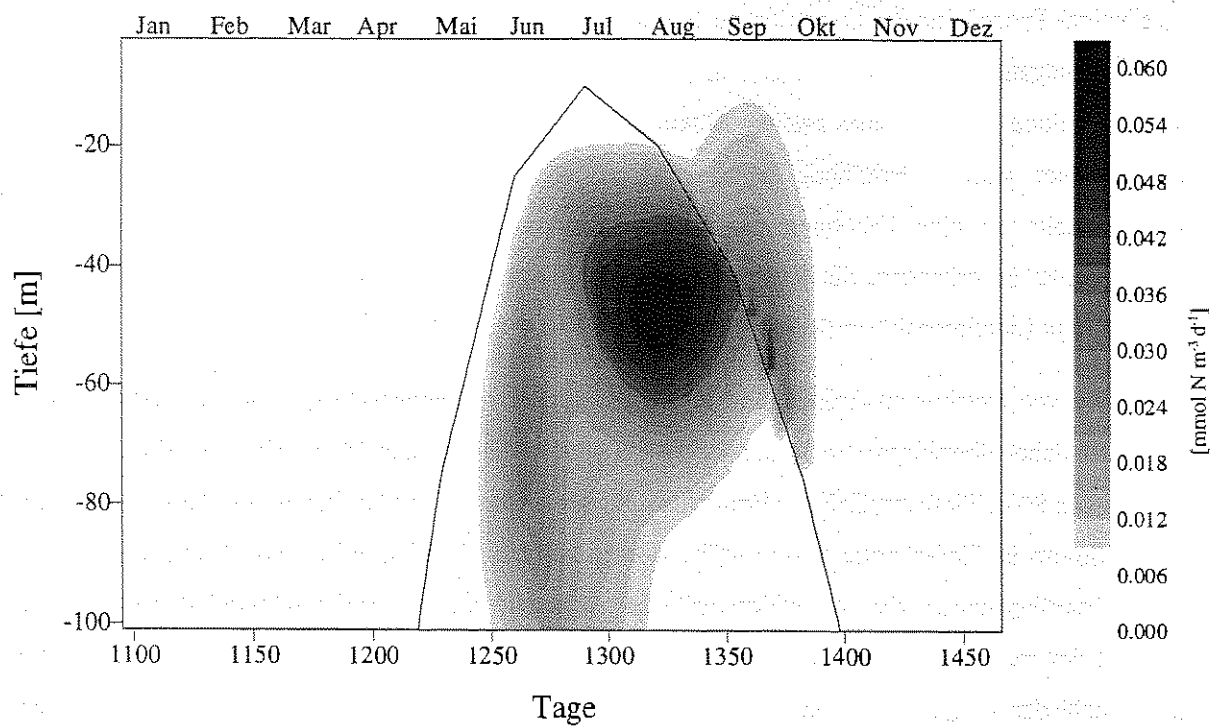


Abbildung 35: Vertikalverteilung des Ammoniumabbaus im Jahresgang (—: Deckschichttiefe)

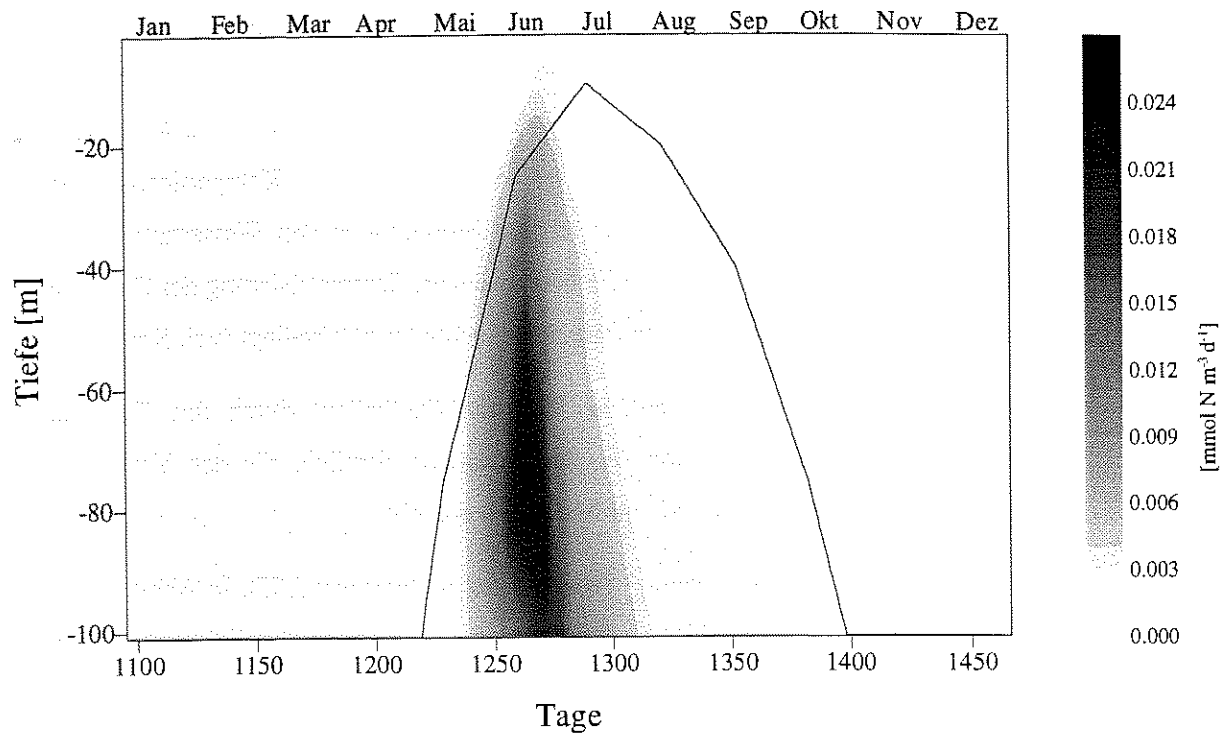


Abbildung 36: Vertikalverteilung des SSD-Abbaus (—: Deckschichttiefe)

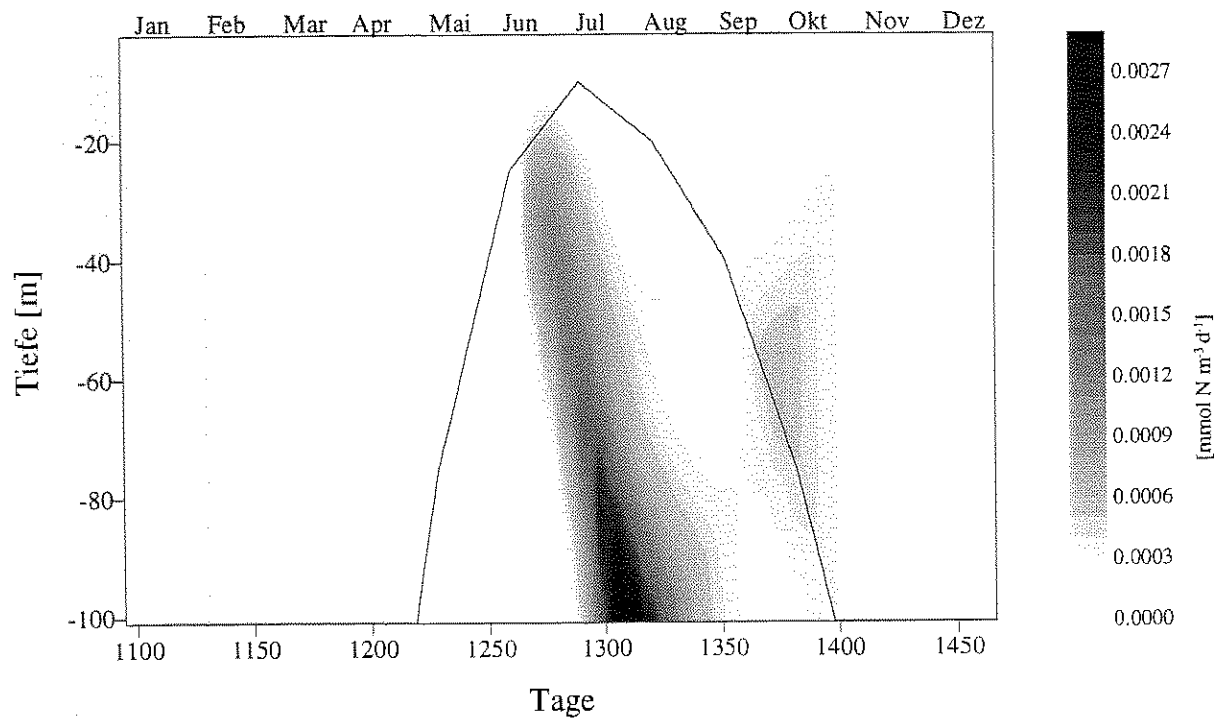


Abbildung 37: Vertikalverteilung des LSD-Abbaus (—: Deckschichttiefe)

4.2.4 Egestion und Mortalität

Die natürliche Mortalität des Phytoplanktons in BIOM zeigt eine ähnliche Vertikalverteilung wie die Phytoplanktonbiomasse (Abbildung 41). Dabei werden zur Zeit der Fühjahrsblüte maximale Mortalitätsraten von $0.4 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ erreicht. Wie bei der Phytoplanktonmortalität lehnt sich auch die Zooplanktonmortalität in ihrer Verteilung stark an die Verteilung des Kompartimentes an. Im Vergleich der Abbildung 19 und 42 wird aber die erhöhte Mortalität in den Wassertiefen mit noch relativ hoher Lichtintensität deutlich. Dies ist auf die lichtabhängige Parametrisierung der Zooplanktonmortalität zurückzuführen, die eine Erhöhung mit steigender Lichtintensität bedingt (vgl. Kapitel 3.3.2).

Abbildung 38 zeigt die Egestion von partikulärer Substanz (Kotballen) durch das Zooplankton. Erwartungsgemäß wird dabei eine Verteilung der Egestionsraten deutlich, die der Verteilung des Zooplanktons ähnelt und mit $0.2 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ihr Maximum erreicht.

Neben der Egestion führen auch 'sloppy feeding' Prozesse zur Bildung von LSD. In Abbildung 39 ist dieser Prozeß für das Fressen des Zooplanktons am Phytoplankton in seiner räumlichen und zeitlichen Verteilung dargestellt. Trotz geringer Zooplanktonkonzentrationen in der Deckschicht werden Bildungsraten von $0.13 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ erreicht. Damit wird deutlich, daß dieser Prozeß zu einem wesentlichen Anteil an der Bildung des LSD in der Deckschicht beiträgt. Die vertikale und zeitliche Verteilung dieses Prozesses wird darüber hinaus durch die Verfügbarkeit des Phytoplanktons gesteuert, was aus dem Vergleich der Abbildung 16, 19 und 39 ersichtlich wird.

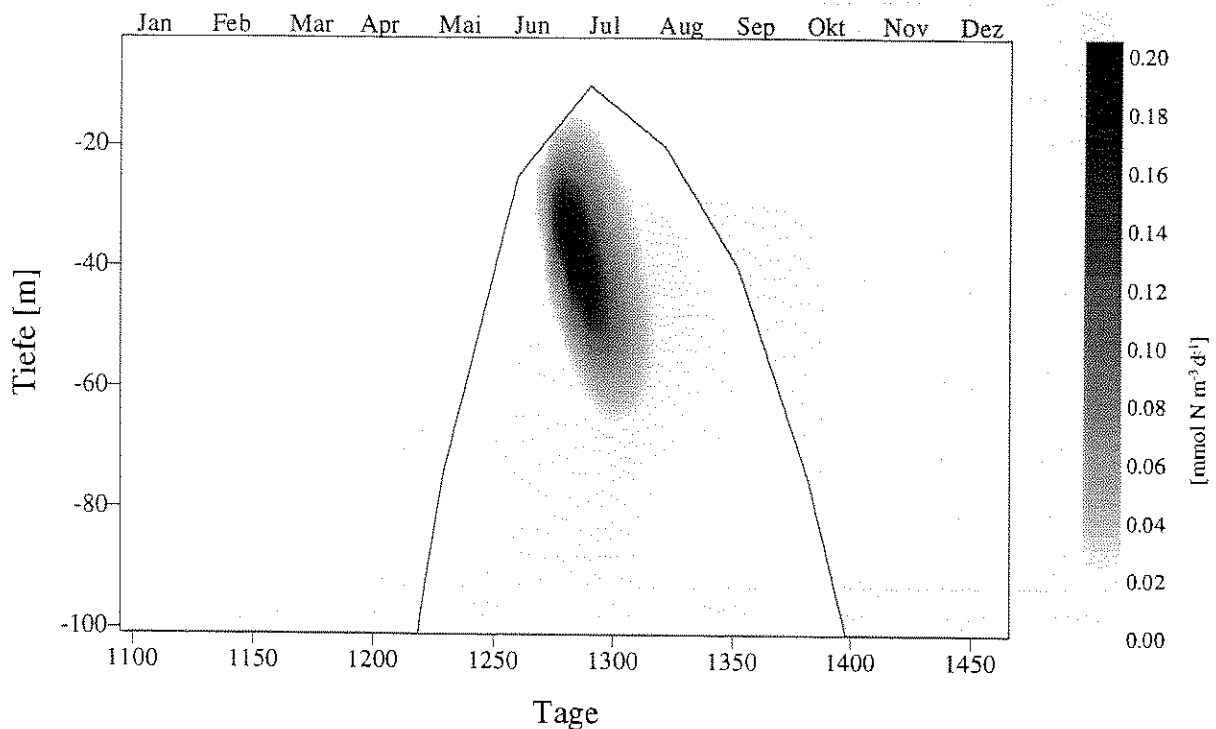


Abbildung 38: Vertikalverteilung der Zooplanktonegestion im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)

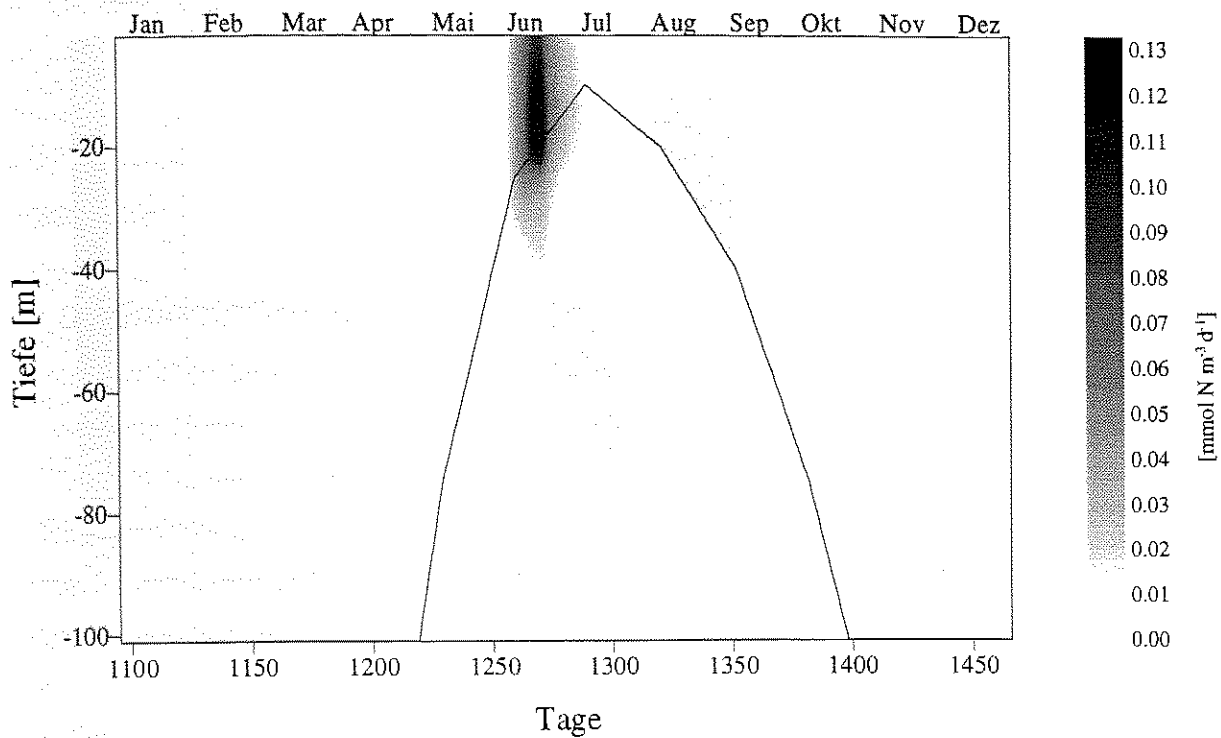


Abbildung 39: Vertikalverteilung des 'sloppy feeding' auf das Phytoplankton im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)

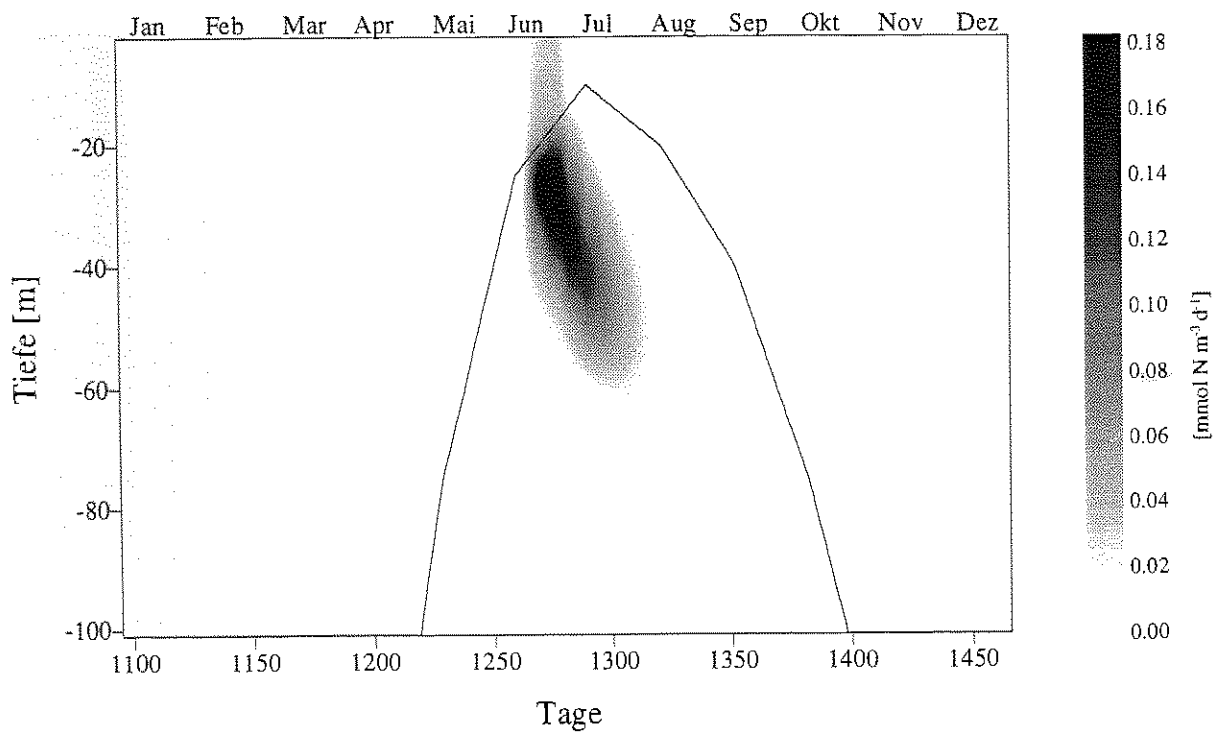
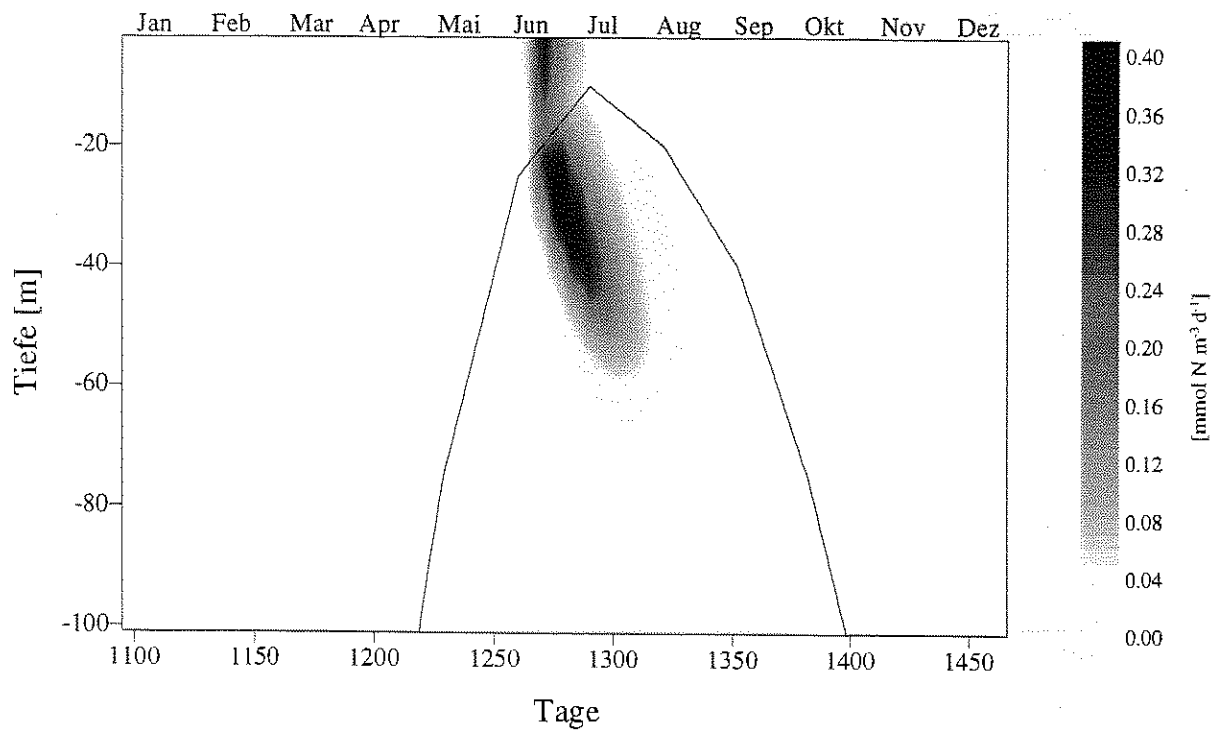
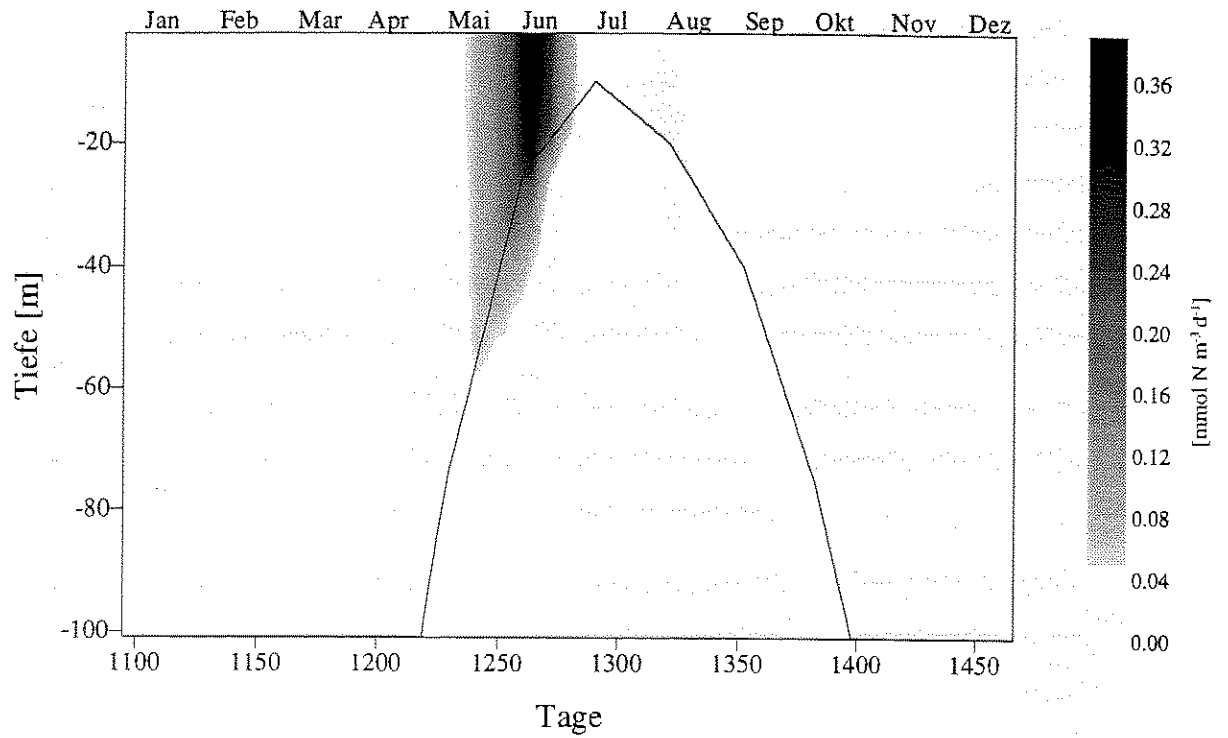


Abbildung 40: Vertikalverteilung des 'sloppy feeding' auf den schnell sinkenden Detritus (SSD) im Jahresgang (— : Deckschichttiefe)



Das sloppy feeding durch den Wegfraß von SSD ist in Abbildung 40 dargestellt. Dieser Prozeß erreicht mit $0.18 \text{ mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ sein Maximum zu Zeiten hoher Zooplanktonkonzentrationen. Die räumliche und zeitliche Verteilung wird für diesen Prozeß überwiegend durch die Verteilung des Konsumentenkompartiments gesteuert, was aus dem Vergleich der Abbildung 19, 22 und 40 hervorgeht. Der Vergleich dieser drei Prozesse macht deutlich, daß jeder einzelne für die Bildung des LSD eine vergleichbar hohe Bedeutung hat.

4.3 Sedimentation im Jahresgang

In Abbildung 43 ist der Jahresgang der Sedimentation für verschiedene Tiefen dargestellt. Der Vergleich mit Abbildung 15 zeigt deutlich, daß mit Beginn der Frühjahrsblüte die Sedimentation einsetzt. In 500 m Tiefe erreicht sie mit $1.8 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ihr Maximum etwa 25 Tage nach dem Zusammenbruch der Phytoplanktonblüte in der Deckschicht. Dieses Maximum im Partikelfluß wird überwiegend von SSD verursacht, wie es exemplarisch für die 500 m Tiefe in Abbildung 44 dargestellt ist. Aufgrund der hohen Sinkgeschwindigkeit und abnehmenden Abbauraten kann dieser Peak nur wenige Tage später in 3000 m festgestellt werden. Dem Maximum im Sommer folgt ein sekundäres Maximum im Herbst, das überwiegend durch die Sedimentation der langsam sinkenden Partikel gebildet wird (Abbildung 44). Auch dieses Herbstmaximum kann in den tieferen Wasserschichten nachgewiesen werden, wobei aber aufgrund der niedrigen Sinkgeschwindigkeit eine deutliche Zeitverzögerung festzustellen ist (Abbildung 43). Die noch im November in der Wassersäule zu findenden Partikel der verschiedenen Kompartimente verursachen eine relativ gleichmäßige Sedimentation, die auf einem niedrigen Niveau von unter $0.1 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ mit abnehmender Tendenz bis in den Februar des folgenden Jahres hinein nachzuweisen ist.

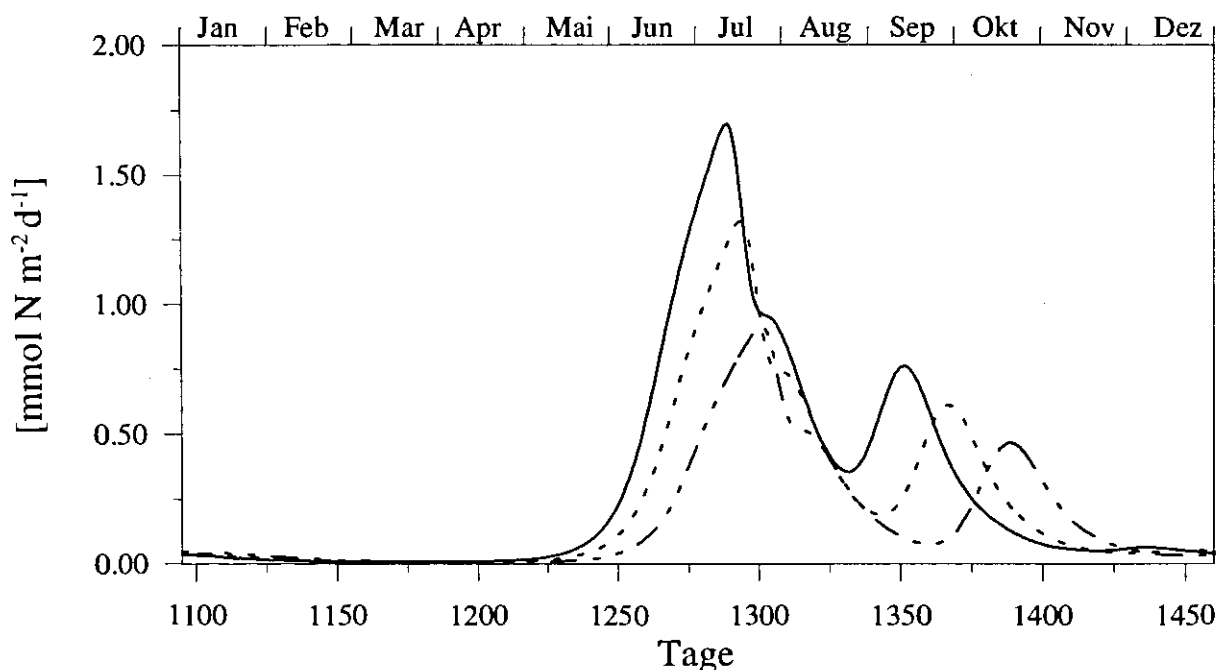


Abbildung 43: Jahresgang der Sedimentation in 500 m (—), 1000 m (- - -) und 3000 m Tiefe (- · -)

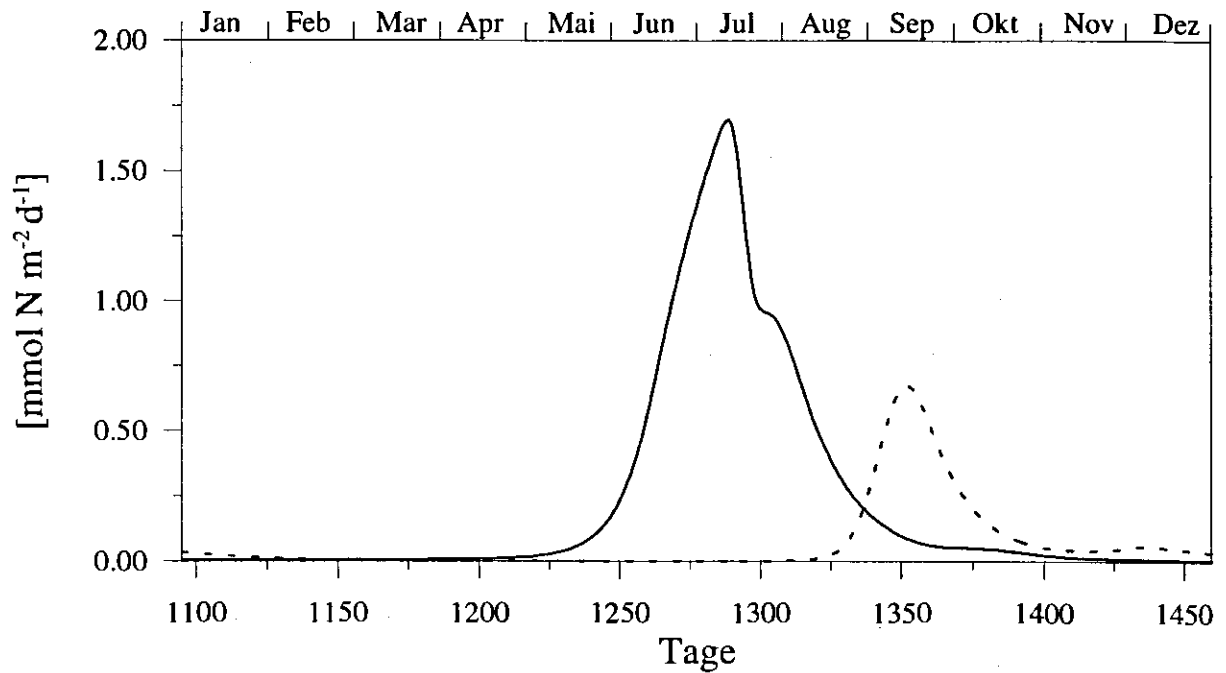


Abbildung 44: Jahresgang der Sedimentation in 500 m Tiefe für den SSD (—) und den LSD (---)

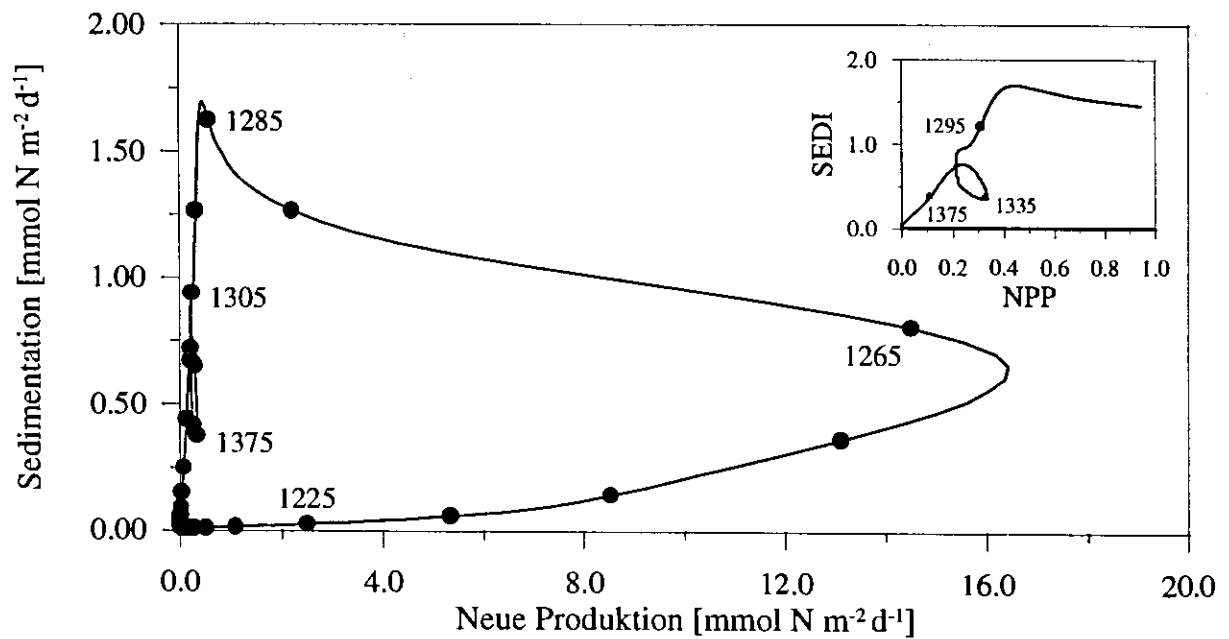


Abbildung 45: Jahresgang der Sedimentation (SEDI) im Verhältnis zur Neuen Produktion (NPP). Die Punkte geben die Tage des Modelljahres an

Die jährliche Sedimentation erreicht in 500 m Tiefe eine Flußrate von $1.50 \text{ g N m}^{-2} \text{a}^{-1}$, während in 1000 m und 3000 m $1.15 \text{ g N m}^{-2} \text{a}^{-1}$, bzw. $0.87 \text{ g N m}^{-2} \text{a}^{-1}$ simuliert wurden.

Abbildung 45 zeigt den Jahresgang der Sedimentation im Verhältnis zur Neuen Produktion. Stark ansteigende Produktionsraten im Frühjahr haben keine äquivalenten Sedimentationsraten zur Folge, wodurch die Entkopplung der beiden Flüsse im pelagischen System verdeutlicht wird. Die Sedimentation erreicht erst bei sehr niedriger Neuer Produktion ihre maximale Rate, gefolgt von einem starken Rückgang im späten Sommer. Der im Ausschnitt vergrößert dargestellte Zeitraum des Herbstes zeigt den Effekt des sedimentierenden LSD in 500 m Tiefe. Ab Tag 1335 steigt hier die Sedimentation wieder an (vgl. Abbildung 43) und es kann gleichzeitig eine leichte Erhöhung der Neuen Produktion beobachtet werden. Diese Ereignisse sind voneinander entkoppelt, da der Anstieg der Produktion bereits bei noch abfallender Sedimentationsrate erfolgt.

4.4 Das Lichtklima im Wasser

In Abbildung 46 ist der Jahresgang der Deckschichttiefe, der sogenannten Kompensationstiefe, der Kritischen Tiefe sowie der euphotischen Zone dargestellt. Sverdrup (1953) führte zwei Kriterien in die wissenschaftliche Diskussion ein, die für das Wachstum des Phytoplanktons und damit für die Primärproduktion entscheidende Bedeutung haben. Dieses ist einerseits die 'Kompensationstiefe', die so definiert ist, daß sich für eine Zelle der Gewinn aus Produktion sowie der Verlust durch Respiration, gesteuert durch die zur Verfügung stehende Lichtenergie in der Wassersäule, im Tagesmittel kompensieren. Die Schicht oberhalb der Kompensationstiefe wird auch als euphotische Zone bezeichnet (Parsons et al., 1982). Dagegen bezeichnet die 'Kritische Tiefe' diejenige Tiefe, in der die über die gesamte darüberliegende Wassersäule und einen Tag gemittelte Produktion einer Population gleich Null entspricht (Sverdrup, 1953). Dieses Kriterium wird dadurch charakterisiert, daß Planktonzellen durch Vermischungsereignisse im Tagesverlauf auch in Tiefen unterhalb der Kompensationstiefe gelangen können, in denen die Respiration überwiegt und somit keine Nettoproduktion mehr möglich ist, während andere Zellen dieser Population noch zur Nettoproduktion in flacheren Schichten der Wassersäule beitragen. Zusätzlich ist das oft verwendete und bei Parsons et al. (1982) beschriebene vereinfachte Kriterium der euphotischen Zone in Abbildung 46 gezeigt. Dieses Kriterium setzt die untere Grenze der euphotischen Zone im Bereich 0.1 - 1 % der Oberflächenstrahlung fest. Dabei wird nichts über die tatsächlich zur Verfügung stehende Lichtenergie im Wasser ausgesagt, die physiologisch gesehen entscheidend ist. Die 1 % Lichttiefe wird darüber hinaus besonders durch die Partikelkonzentration und den Chlorophyllgehalt des Wassers bestimmt.

Die Kompensationslichtintensität wurde in dieser Arbeit mit 1 W m^{-2} angenommen wurde (Sakshaug & Slagstad, 1991), aber nicht generell parametrisiert. Abbildung 46 verdeutlicht den Unterschied der beiden Kriterien für die Untergrenze der euphotischen Zone. Während durch das 1 % Kriterium theoretisch sogar während der dunklen Zeit des Jahres Photosynthese in Tiefen bis 120 m möglich ist, orientiert sich die euphotische Zone, basierend auf der Kompensationslichtintensität, an der benötigten Lichtenergie im Wasser und erreicht nur im Frühjahr und Sommer maximale Tiefen von 70 m.

Damit wird deutlich, daß das 1 % Kriterium lediglich für die Jahreszeiten mit hoher solarer Einstrahlung eine vorsichtige Abschätzung für die Tiefe der euphotischen Zone liefern kann. Beide Kriterien werden weiterhin durch das Phytoplanktonwachstum beeinflusst, was besonders an der Verflachung der Kurve im Frühjahr zu erkennen ist. Auch die Kritische Tiefe zeigt den Einfluß des Phytoplanktons und erreicht mit 510 m im Sommer ihr Maximum. Bedeutend für das Phytoplanktonwachstum ist nun das Zusammenspiel der verschiedenen Tiefen. Demnach kann eine positive Nettoproduktion erst dann stattfinden, wenn die Deckschichttiefe kleiner ist als die Kritische Tiefe, die Population also nicht mehr unter die Kritische Tiefe gemischt werden kann und somit die Respirationsverluste nicht mehr überwiegen. Dieses ist im Modellstandardlauf am Tag 1186 bzw. 1377 im Herbst der Fall. Das Modell reagiert im Frühjahr zum Zeitpunkt der Überschneidung der beiden Größen mit einem Anstieg der Phytoplanktonkonzentration, wie es das Konzept von Sverdrup (1953) vorsieht.

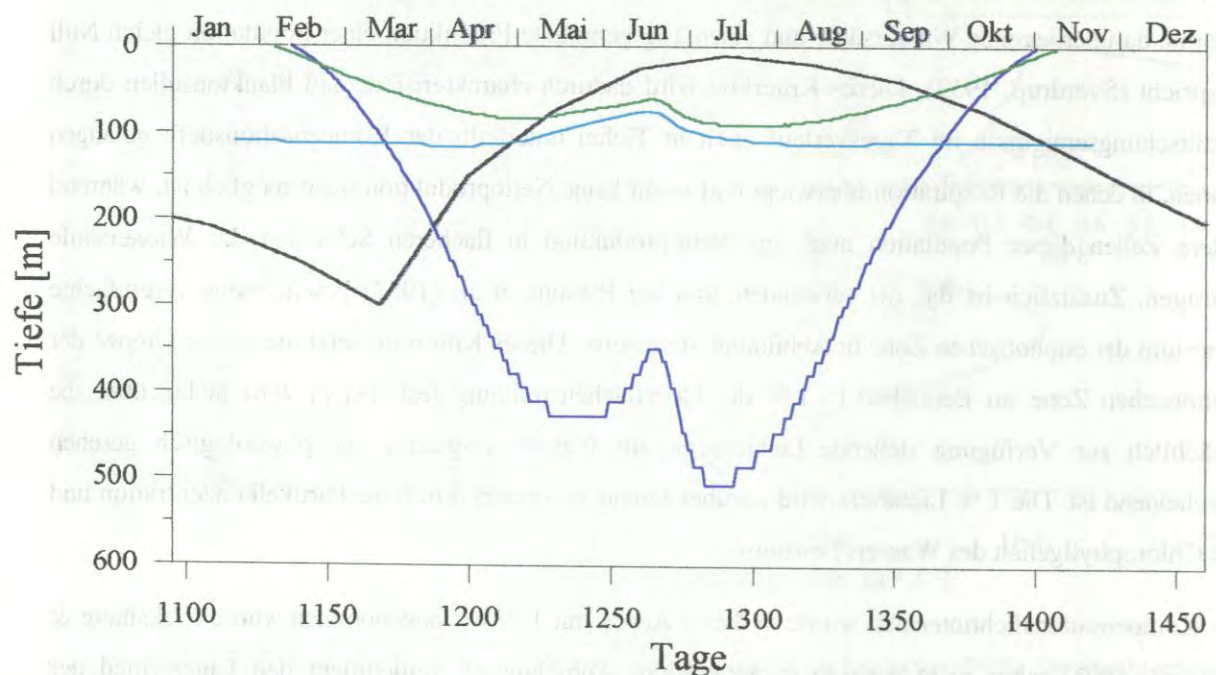


Abbildung 46: Jahresgang der Deckschichttiefe (—), der Kritischen Tiefe (—), der Kompensationstiefe (—) sowie der euphotischen Zone nach dem 1%-Kriterium (—)

4.5 Sensitivitätsanalyse

Eine Schwierigkeit in der Modellierung biologischer Prozesse besteht wegen der hohen Anzahl der verwendeten Parameter in der Objektivierbarkeit ihrer Werte. Dabei stellt sich die Frage, inwieweit die gewählte Parametrisierung die natürlichen Prozesse im System abbilden oder durch andere Parameter maskiert werden. Die überaus komplexen Strukturen des pelagischen Systems und der interaktiven Prozesse lassen eine generelle Beantwortung dieser Frage jedoch nicht zu. Im Modell ist die Quantifizierbarkeit der ausgewählten Parameter entscheidend für die interaktiven Prozesse zwischen den Kompartimenten. Für jeden dieser Parameter existiert eine mehr oder weniger große Bandbreite möglicher Werte, so daß es für das Erzielen eines bestimmten Ergebnisses auf die geeignete Kombination dieser Parameterwerte ankommen kann.

Als Testverfahren, wie stark ein bestimmtes Modellergebnis von jedem einzelnen Parameter abhängt, wurde eine Sensitivitätsanalyse durchgeführt, wie sie bei Fasham et al. (1990) beschrieben ist. Dazu wurden die einzelnen Parameterwerte jeweils verdoppelt, bzw. um die Hälfte des jeweiligen Standardwertes vermindert und anschließend die Werte einiger ausgewählter Größen (jährliche Sedimentation in 500 m Tiefe, jährliche mittlere Neue Produktion bzw. das mittlere jährliche f-ratio) mit denen eines Standardlaufes verglichen. Dabei hängt das Ergebnis von der Auswahl dieser Größe ab. Aufgrund des bereits erwähnten Einschwingverhaltens des BIOM wurde für dieses Verfahren ebenfalls jeweils das vierte Jahr eines Modellaufes verwendet. Der Effekt eines variierten Parameters (p) wird durch die normalisierte Sensitivität (S(p)) dieses Parameters in Bezug auf die ausgewählte Größe ausgedrückt:

$$S(p) = \left(\frac{E(p) - E_s}{E_s} \right) / \left(\frac{p - p_s}{p_s} \right) \quad (20)$$

mit: E(p): Größe für den variierten Parameter p; E_s: Größe des Standardlaufs mit dem Standardparameter p_s.

In Tabelle 10 sind die Ergebnisse der Sensitivitätsanalysen für die jährliche Sedimentation in 500 m Tiefe (SEDI500), die jährliche mittlere Rate der Neuen Produktion (AANP), bzw. das mittlere jährliche f-ratio (AAFR) dargestellt. Dabei zeigen positive Werte ein proportionales Verhalten der jeweiligen Größe zur Änderung des Parameters, negative Werte dagegen ein umgekehrt proportionales Verhalten. Starke Abweichungen in den Ergebnissen weisen auf eine Diskontinuität des Modells in der Standard-Parameterkonfiguration hin (Fasham et al., 1990).

Die Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse können, je nach ihrer Bedeutung für das Ergebnis, in drei Klassen gegliedert werden. Die Wolkenbedeckung hat nach dieser Einteilung auf alle drei Größen einen erheblichen Einfluß, was mit der Verfügbarkeit des Lichtes und somit auf die Möglichkeit der Produktion organischen Stickstoffs in der Wassersäule erklärt werden kann. Allgemein haben auch die Veränderungen nahezu aller Phytoplankton- und Zooplanktonparameter eine große Wirkung auf alle drei Größen. Dies muß aber für einige Parameter differenziert betrachtet werden. So haben die Phytoplankton-Ammonium-Parameter auf die jährliche Neue Produktion (AANP) nur einen sehr geringen Einfluß. Da die Neue Produktion durch die Aufnahme allochthoner Nährstoffe definiert ist und diese in BIOM durch das Nitrat repräsentiert werden, ist dieses Ergebnis plausibel. Die Veränderung des Photosynthese-Licht-Koeffizienten α hat ebenfalls einen erheblichen Einfluß auf die Neue Produktion, der durch die Ausnutzung des vorhandenen Lichtes besonders im Frühjahr zu erklären ist. Für das jährliche mittlere f-ratio (AAFR) ist dagegen die Veränderung der Phytoplankton-Ammoniumaufnahme von sehr großer Bedeutung. Da das f-ratio als Verhältnis von Neuer zu Gesamt Produktion definiert ist, die Gesamt Produktion aber durch die Regenerierte Produktion und damit überwiegend durch die Aufnahme von Ammonium beeinflusst wird, ist dieses Ergebnis der Sensitivitätsanalyse plausibel. Für das AAFR sind darüber hinaus die Abbau-Parameter des Detritus und des Ammoniums von zusätzlicher Bedeutung, da sie für den 'Nachschub' und damit für die Verfügbarkeit der Nährstoffe verantwortlich sind. Für die jährliche Sedimentation kann eine große Sensitivität in Bezug auf die Detritusparameter festgestellt werden.

Tabelle 10: Sensitivitätsanalyse für die jährliche Sedimentation in 500m Tiefe (SEDI500), die jährliche Neue Produktion (AANP), sowie das mittlere jährliche f-ratio (AAFR)

Parameter			Range		SEDI500		AANP		AAFR	
		stand	max	min	max	min	max	min	max	min
α	P/I-Koeffizient Phyto.	0.025	0.05	0.01	0.161	0.610	0.263	0.733	-0.030	-0.072
k_{nh}	Halbsätt. Konst. NH_4 Phyto.	1.00	2.00	0.50	-0.060	-0.089	-0.065	-0.054	0.028	0.038
k_{no}	Halbsätt. Konst. NO_3 Phyto.	1.50	3.00	0.50	-0.077	-0.092	-0.127	-0.147	-0.005	-0.006
V_p	max. Wachstumsrate Phyto.	0.80	1.60	0.80	-0.042	-0.084	-0.029	-0.021	0.035	0.082
Ψ	NO_3 lim. Parameter	1.50	3.00	0.75	-0.072	-0.081	-0.099	-0.087	-0.0008	0.0015
μ_p	spez. Phyto. Mortalität	0.10	0.20	0.05	-0.079	0.175	-0.233	-0.305	-0.008	-0.021
β_p	Zoopl. Ass.eff. für Phyto.	0.70	1.00	0.30	-0.838	-0.805	-0.614	-0.229	-0.065	-0.034
β_{d1}	Zoopl. Ass.eff. für SSD	0.60	1.00	0.30	-0.450	-0.368	-0.014	-0.020	-0.001	-0.003
β_{d2}	Zoopl. Ass.eff. für LSD	0.60	1.00	0.30	-0.123	-0.301	-0.005	-0.007	0.002	0.006
k_{zo}	Halbsätt. Konst. Zoopl.	1.00	2.00	0.50	0.460	1.082	0.124	0.603	-0.009	-0.043
V_z	max. Wachstumsrate Zoopl.	0.90	3.80	0.45	-0.284	-0.978	-0.260	-0.338	0.032	-0.010
η	Zoopl. Exkretion	0.05	0.10	0.025	0.470	0.665	0.147	0.453	-0.008	-0.042
μ_z	spez. Zoopl. Mortalität	0.10	0.20	0.05	0.125	0.240	0.025	0.074	0.004	-0.001
k_c	Chl. spez. Attenuationskoeff.	0.013	0.03	0.005	-0.179	-0.346	-0.159	-0.253	0.005	0.005
μ_{d1}	SSD Abbauparameter	0.05	0.10	0.01	-0.452	-1.006	0.015	0.038	-0.009	-0.010
μ_{d2}	LSD Abbauparameter	0.01	0.05	0.00	-0.050	-0.169	0.002	0.006	0.0004	0.0004
μ_{nh}	NH_4 Abbauparameter	0.25	0.50	0.10	0.0013	0.0003	0.021	0.032	0.019	0.029
cloud	Bewölkung	8.50	10.0	4.00	-0.664	-0.504	-0.607	-0.425	0.074	0.046
k_d	Diffusionskoeffizient	0.20	0.40	0.10	0.006	0.010	0.037	0.041	-0.001	-0.001
w_{d1}	SSD Sinkgeschwindigkeit	3.00	6.00	1.00	0.693	1.035	-0.033	-0.017	0.001	0.008
w_{d2}	LSD Sinkgeschwindigkeit	1.00	2.00	0.00	0.351	0.244	-0.006	0.012	0.006	0.013

5. Validierung der Modellergebnisse

Um die Modellergebnisse zu validieren, müssen sie mit Daten aus Feldmessungen verglichen werden. Dabei wird zwischen den Bestandsvariablen (Kompartimenten) und den Flüssen zwischen den Variablen unterschieden. Die Vielzahl dieser Flüsse kann dabei nicht vollständig validiert werden, da nicht für jeden dieser Prozesse geeignete Methoden zur Erlangung von Felddaten zur Verfügung stehen. Für die Validierung der Modellsimulation stehen sowohl gemessene Daten aus der Deckschicht als auch Tiefenprofile der meisten im Modell verwendeten Variablen zur Verfügung.

In Kapitel 2.6 wurde anhand der Felddaten ein Jahresgang rekonstruiert, der durch drei typische Systemzustände charakterisiert wird. Eine monatliche Auflösung war aufgrund der Heterogenität der gemessenen Daten, hervorgerufen durch große interannuelle Variabilitäten, nicht durchführbar. Aus diesem Grund wurden aus den Ergebnissen des Modellstandardlaufes vergleichbare Systemzustände extrahiert (vgl. Kapitel 4), die mit den entsprechenden Systemzuständen der Felddaten verglichen werden. In diesem Zusammenhang wird von einer guten Übereinstimmung gesprochen, wenn die simulierten Veränderungen in ihren spezifischen zeitlichen Mustern nicht wesentlich von den gemessenen Daten abweichen. Als Maß für eine wesentliche Abweichung wird dabei die zeitliche Variabilität der ontogenetischen Vertikalwanderung des Zooplanktons angesehen, die um Wochen bis Monate variieren kann und so das Zooplanktonmaximum in der Deckschicht zwischen Mai und Juli ermöglicht (Lie, 1968).

Ein exakter Vergleich der simulierten Quantitäten mit gemessenen Daten ist aufgrund des gemessenen heterogenen Datensatzes ebenso nur sehr bedingt möglich, so daß eine gute Übereinstimmung von Modell- und Felddaten schon dann als gegeben angesehen wird, wenn die Simulation im Bereich der natürlichen Schwankungsbreite liegt.

Die im folgenden zu beobachtende große Streuung der gemessenen Daten der Deckschicht wird einerseits durch die interannuelle Variabilität der Variablen und Flüsse, andererseits durch die Verwendung des in Kapitel 4.4 beschriebenen Kriteriums für die Deckschichttiefe verursacht. Durch dieses Kriterium werden kleinskalige Turbulenzen (Wolf, 1991) und lichtabhängige Prozesse in der Deckschicht vernachlässigt, so daß vertikale Gradienten innerhalb der definierten Deckschicht unberücksichtigt bleiben (Herman & Platt, 1986).

5.1 Phytoplankton

Da keine gemessenen Daten für den Phytoplanktonstickstoff vorliegen, werden die Modellergebnisse in Chlorophyllkonzentrationen umgerechnet. Für die Kalkulation wurde der Einfachheit halber über das gesamte Modelljahr ein C:Chl-Verhältnis von 100 vorausgesetzt. Dieses Verhältnis stellt sicherlich eine Unterschätzung für den Winter und die oligotrophe Phase im Sommer, sowie eine Überschätzung für die Zeit maximalen Phytoplanktonwachstums dar. Die vorhandenen Daten der Deckschicht zeigen eine relativ gute Übereinstimmung bezüglich der erreichten Größenordnungen der Konzentrationen und des zeitlichen Verlaufes ihrer Veränderung. Für die Übergangszeit von Winter zum Frühjahr stehen keine Felddaten zur Verfügung, so daß diese Zeit nicht in geeigneter Weise validiert werden kann. Eine Unterschätzung der Chlorophyllkonzentrationen zeigt sich im Sommer während der oligotrophen Phase. Dies ist vermutlich auf das nicht in geeigneter Weise parametrisierte Mikrozooplankton zurückzuführen, das besonders zu dieser Zeit einen Großteil der Biomasse darstellt (Peinert et al., 1987).

Die oben erwähnte Streuung der Chlorophyllkonzentrationen wird in Abbildung 47 deutlich. Dagegen zeigt die vertikale Verteilung des Chlorophylls für die drei Phasen eine gute Übereinstimmung (Abbildung 48). Die maximalen Konzentrationen im Frühjahr sowie der starke Gradient in etwa 20 m Tiefe werden von dem Modell gut wiedergegeben. Während im Sommer sogar das Minimum in 50 m Tiefe simuliert wird, unterschätzt die Simulation dagegen die Winterkonzentration.

5.2 Nitrat

Die Simulation des Nitrats in der Deckschicht (Abbildung 49) zeigt eine ebenso gute Übereinstimmung der simulierten Ergebnisse mit den Felddaten, wie sie schon für das Phytoplankton beobachtet wurde. Hier wird ebenfalls die große Heterogenität der gemessenen Daten durch die Streuung veranschaulicht. Die gute Übereinstimmung wird in den Vertikalprofilen deutlich. Sowohl die Konzentrationen in der Deckschicht und die starken Gradienten in 15 - 20 m Tiefe im Frühjahr und Sommer, als auch die erreichten Konzentrationen im 'Winterwasser' in 100 m Tiefe zeigen vergleichbare Werte. Der Winterwert der gemessenen Daten erreicht dagegen nicht die erwartete Konzentration von 14 - 15 mmol N m⁻³. Dieses ist auf die Heterogenität der Felddaten zurückzuführen, die ebenso durch die anderen beiden Profile verdeutlicht wird. Sie erreichen unterhalb der Deckschicht unterschiedliche Konzentrationen, was auf die Beprobung verschiedener Wasserkörper zurückzuführen ist.

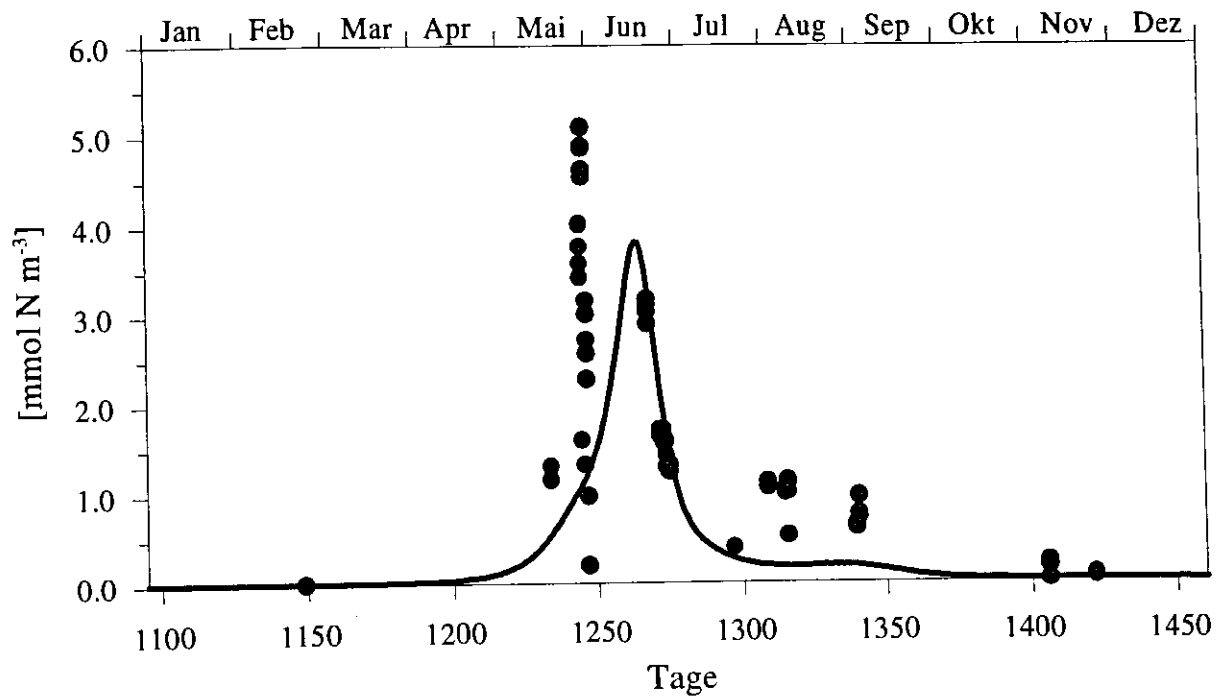


Abbildung 47: Jahresgang der Phytoplanktonkonzentration in der Deckschicht. • : Felddaten, umgerechnet mit einem C:Chl-Verhältnis von 100, — : Modellsimulation

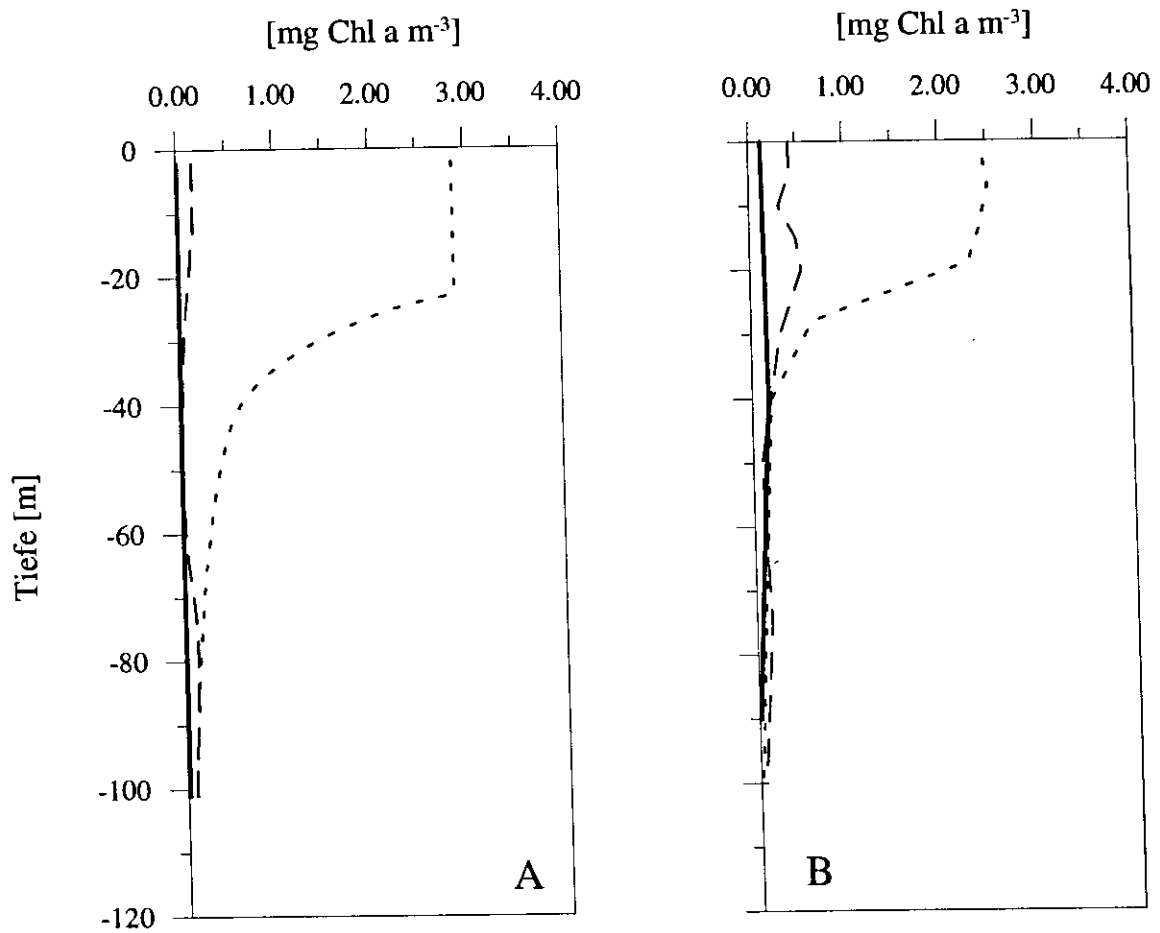


Abbildung 48: Tiefenprofile des Chlorophylls für die verschiedenen Systemzustände: Winter (—), Frühjahr (---) und Sommer (-.-). A : Modellsimulation; B: Felddaten

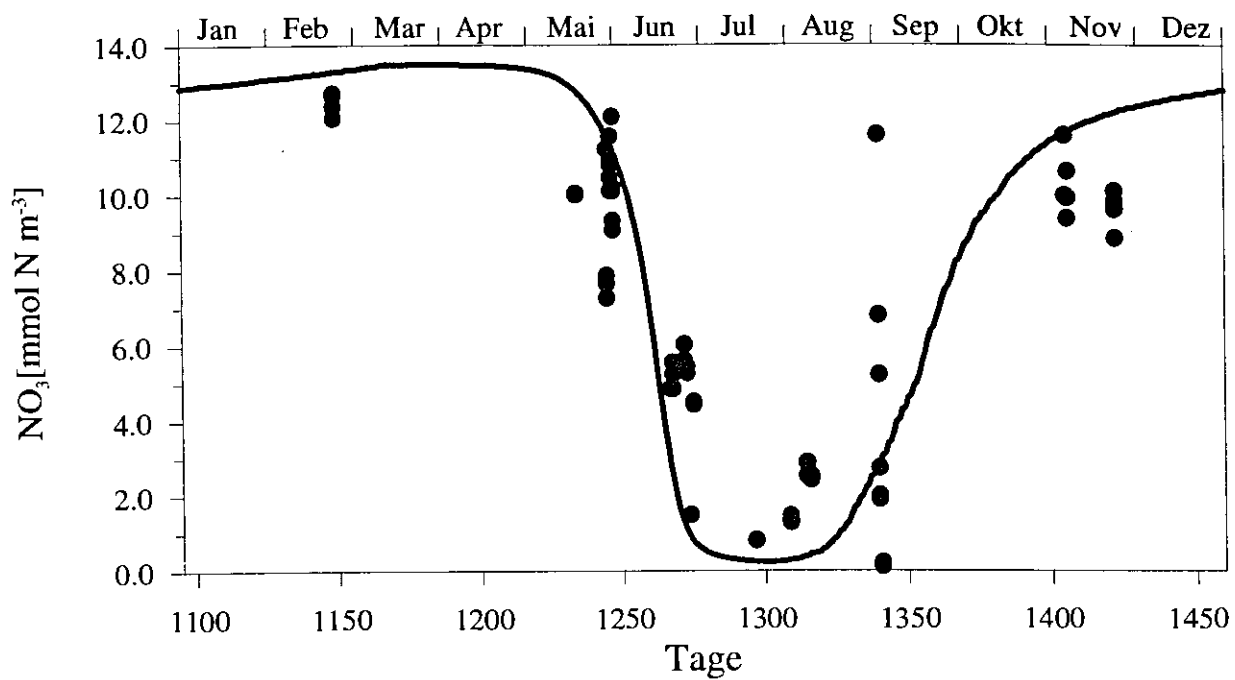


Abbildung 49: Jahresgang der Nitratkonzentration in der Deckschicht. • : Felddaten, — : Modellsimulation

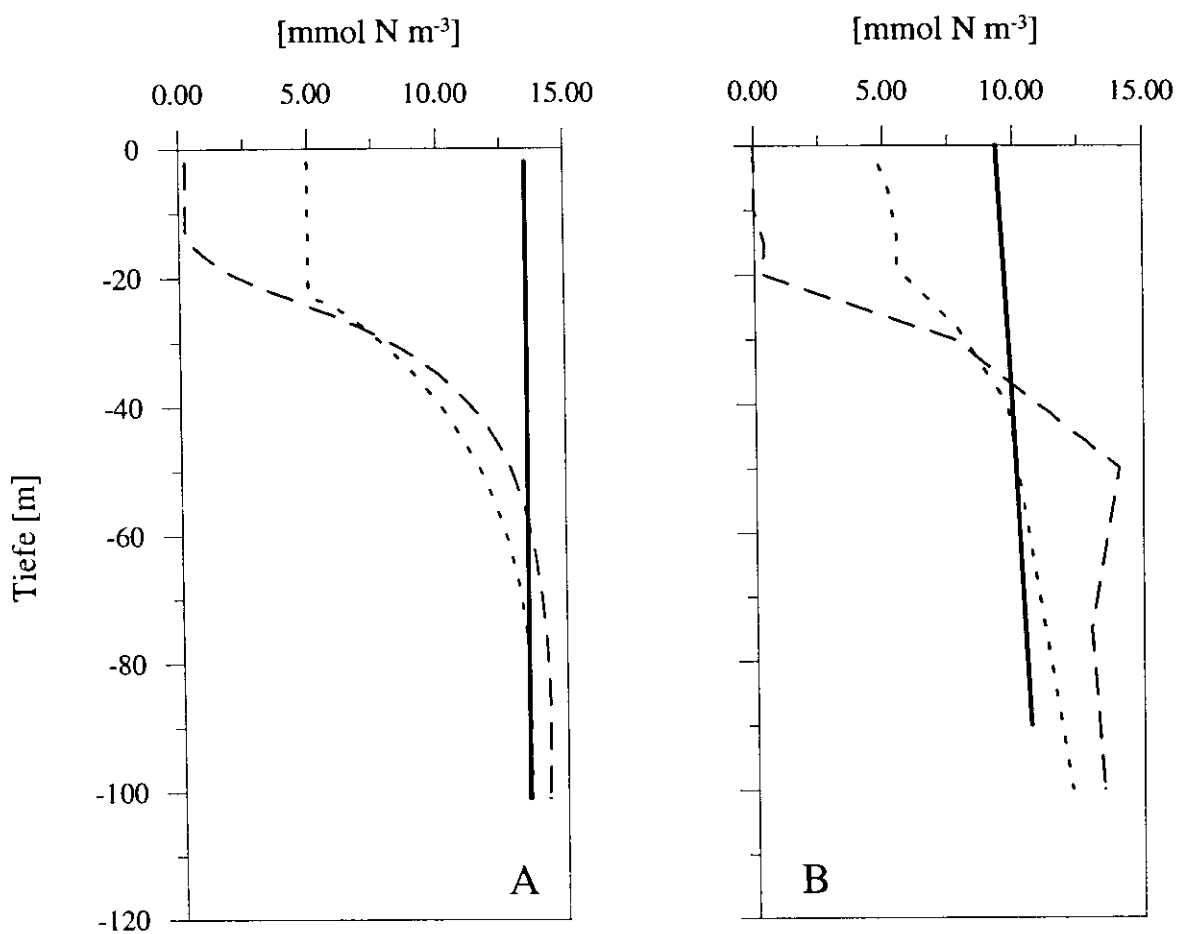


Abbildung 50: Tiefenprofile des Nitrat für die verschiedenen Systemzustände: Winter (—), Frühjahr (...) und Sommer (—).
A : Modellsimulation; B: Felddaten

5.3 Zooplankton

Während für die Deckschicht einige Daten zur Verfügung stehen, können keine genauen Tiefenverteilungen zur Validierung der Zooplanktonkonzentration herangezogen werden, da eine vertikale Auflösung der gemessenen Daten von zum Teil mehr als 50 m (vgl. Abbildung 9) keine detaillierte Darstellung erlaubt. Der Vergleich der Simulation mit den wenigen vorhandenen Felddaten der Deckschicht zeigt eine relativ gute Übereinstimmung. Während die Sommerphase gut wiedergegeben wird, sind besonders in der Frühjahrsphase durch eine Unterschätzung der Zooplanktonkonzentrationen Defizite des Modells zu erkennen (Abbildung 51). Diese Unterschätzung bedeutet, daß das BIOM nicht die spezifischen Verhaltensmuster des parametrisierten Copepoden *Calanus finmarchicus* simulieren kann, der aufgrund seiner Überwinterungsstrategie (vgl. Kapitel 2.3) bereits früh im Jahr relativ hohe Konzentrationen in der Deckschicht erreicht. Die Diskrepanzen zwischen Modell und Felddaten für die oberen 200 m der Wassersäule, in denen ein Teil der Copepoden-Population in der Norwegensee überwintert, ist im Vergleich der Abbildungen 9 und 19 zu erkennen (hier nicht explizit dargestellt). So weisen die Felddaten in der Winterphase deutlich auf eine oberflächennahe Population hin, während dieses durch die Modellsimulation nicht wiedergegeben wird.

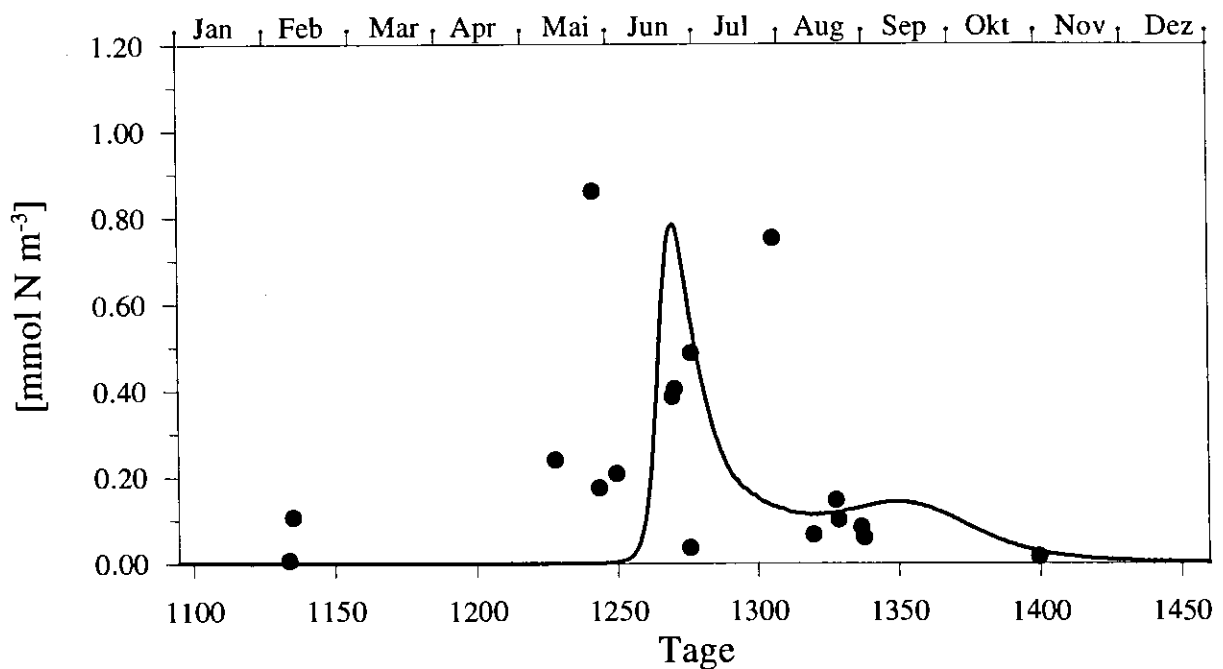


Abbildung 51: Jahresgang der Zooplanktonkonzentration in der Deckschicht. • : Felddaten, — : Modellsimulation

5.4 Partikulärer organischer Stickstoff

Eine Differenzierung des Detritus-Materials in seine verschiedenen Bestandteile ist nur sehr schwer möglich. Aus diesem Grund stehen keine gemessenen Daten für eine getrennte Validierung des schnell und langsam sinkenden Detritus zur Verfügung. Für den Vergleich der partikulären Kompartimente bietet sich der partikuläre organische Stickstoff (PON) an, der *in situ* nicht nur das lebende und abgestorbene Phyto- und Zooplankton repräsentiert, sondern auch Kotballenmaterial und nicht mehr zuzuordnendes organisches Material verschiedenen Ursprungs. Im Modell kann nur die Summe der simulierten partikulären Variablen für den Vergleich mit gemessenen PON-Daten herangezogen werden, weshalb eine Unterschätzung der Konzentrationen zu erwarten ist. In Abbildung 52 ist der Jahresgang der PON-Konzentration für die Deckschicht dargestellt, der im Vergleich zu den gemessenen Daten eine Unterschätzung der simulierten Konzentrationen besonders in der Sommer- und Winterphase zeigt. Ebenso werden die PON-Konzentrationen in den tieferen Schichten der Wassersäule während der Winter- und Sommerphase zu gering simuliert (Abbildung 53). Dagegen zeigt das Tiefenprofil im Frühjahr eine gute Übereinstimmung der gemessenen Daten mit der Simulation. Diese gute Übereinstimmung wird durch die Dominanz der Diatomeen am PON-Gehalt im Frühjahrssystem der Norwegensee verursacht, da auch in BIOM die Parametrisierung hauptsächlich auf diese Planktongruppe abgestimmt ist. Dagegen wird im Sommersystem der PON überwiegend durch das Mikroplankton bestimmt, während das Wintersystem durch einen hohen Detritusanteil gekennzeichnet ist. Besonders die Höhe der Konzentrationen des Winterprofils macht die große Diskrepanz der Daten deutlich. Eine mögliche Ursache für diese Unterschiede ist in der einfachen Parametrisierung der Detrituskompartimente des BIOM zu finden, die keine Suspension von Material in der Wassersäule zuläßt. Eine Aufgliederung des gemessenen PON in seine Komponenten könnte darüberhinaus Aufschluß über den Anteil des Zooplanktons geben, der vermutlich besonders im Winter durch die spezifische Überwinterungsstrategie einen erheblichen Teil der PON-Konzentration in der oberen Wassersäule darstellt.

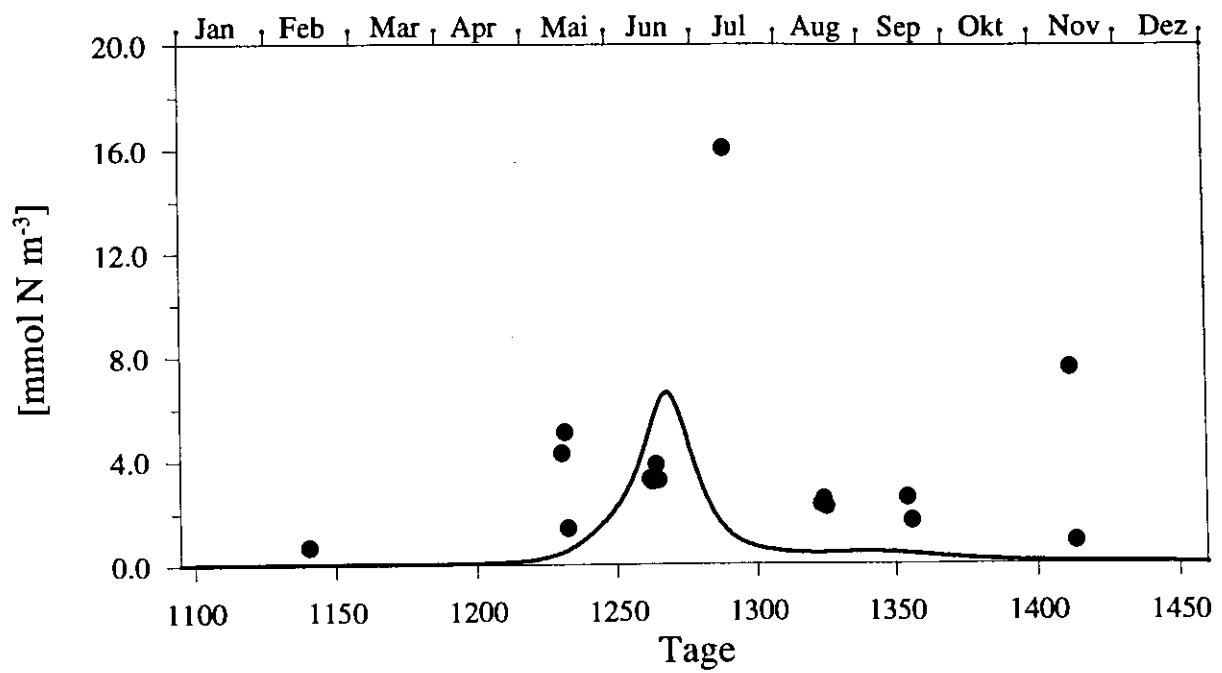


Abbildung 52: Jahresgang der PON-Konzentration in der Deckschicht. • : Felddaten, — : Modellsimulation

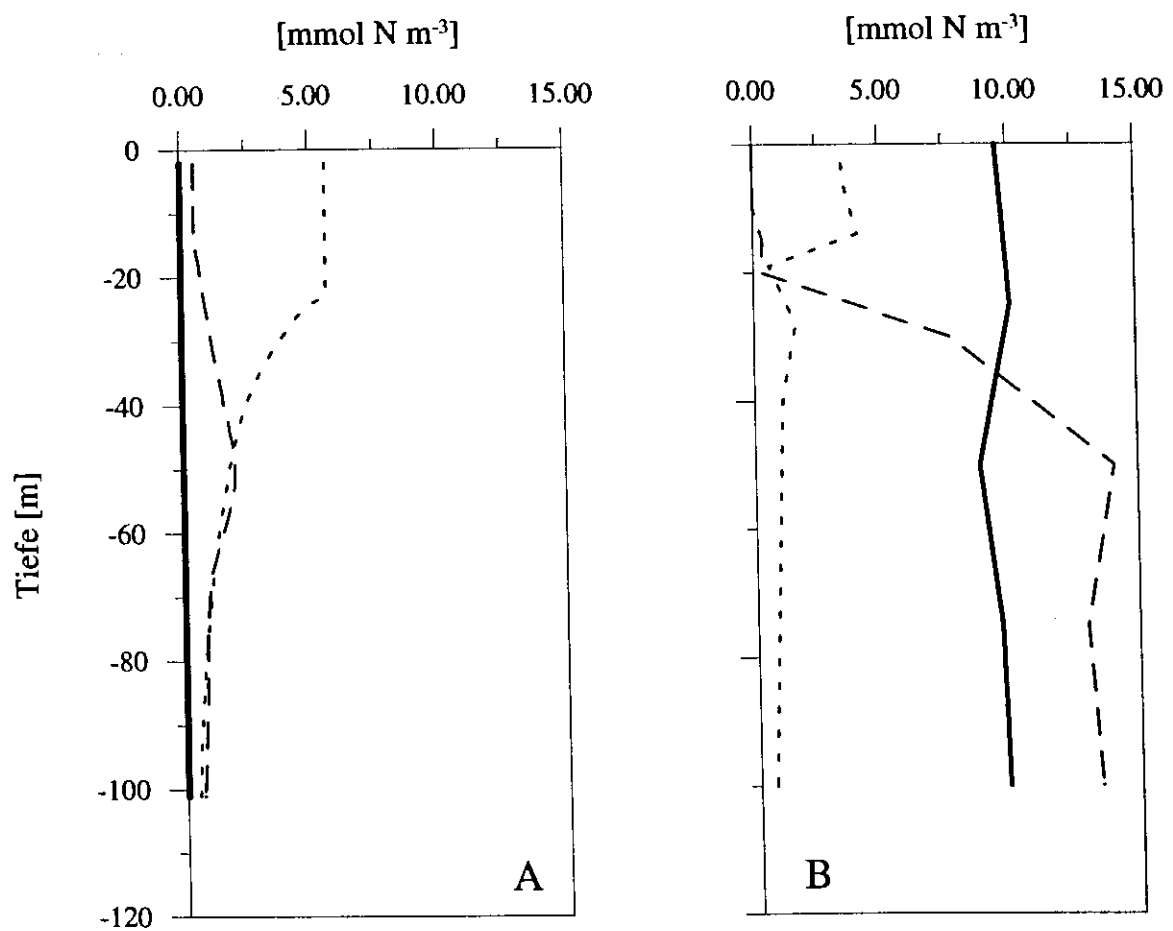


Abbildung 53: Tiefenprofile des partikulären organischen Stickstoffs für die verschiedenen Systemzustände: Winter (—), Frühjahr (...) und Sommer (---). A : Modellsimulation; B: Felddaten

5.5 Primärproduktion

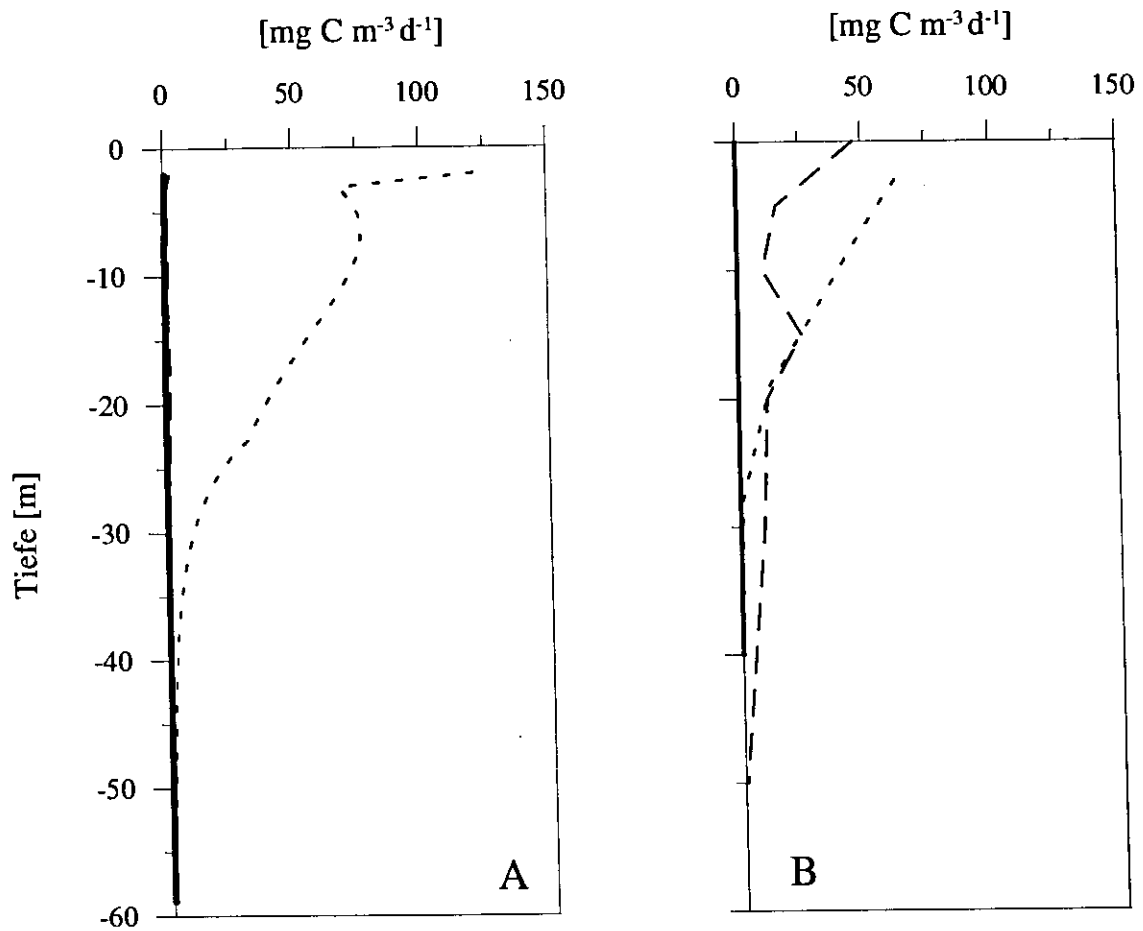
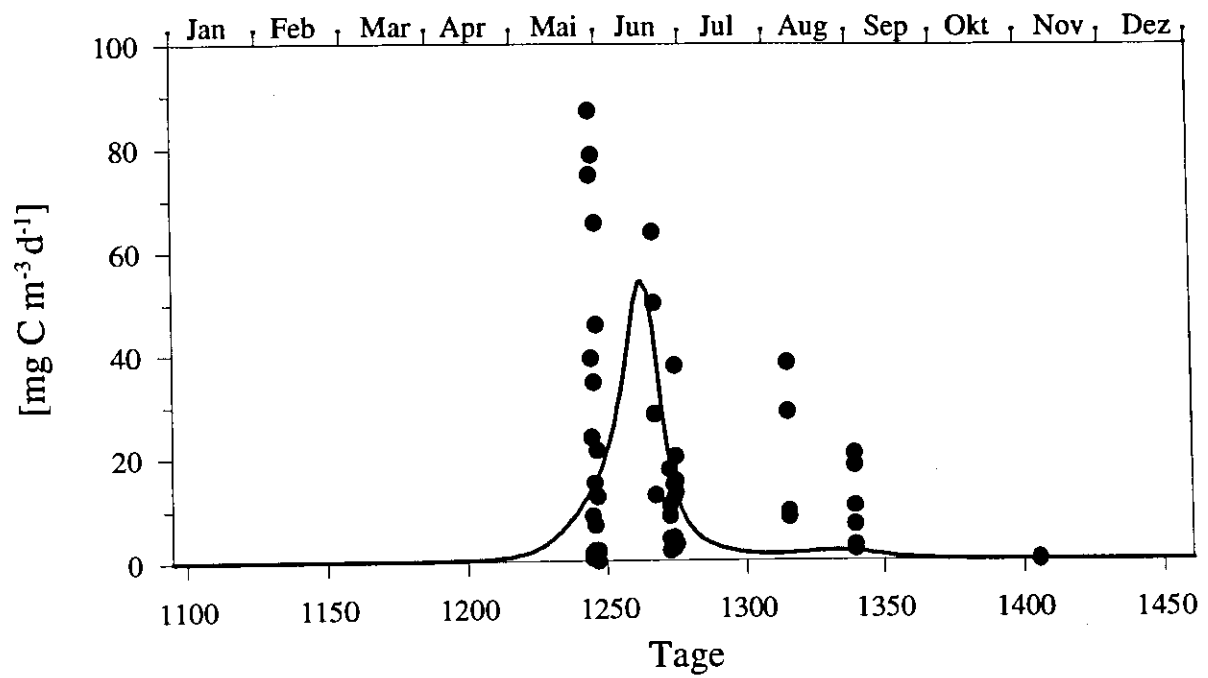
Die Primärproduktion wird in diesem Kapitel als einziger Fluß zwischen unterschiedlichen Kompartimenten zur Validierung des Modells herangezogen, da für die übrigen Prozesse keine Felddaten zur Verfügung stehen. Die Produktionsraten für die Deckschicht sind in Abbildung 54 dargestellt. Da die Primärproduktion ein lichtabhängiger Prozeß ist, sind innerhalb der Deckschicht vertikale Gradienten zu beobachten, die sich an der Verfügbarkeit des Lichtes orientieren, so daß die Streuung der Daten überwiegend auf diese Ursache und weniger auf interannuelle Variabilitäten zurückzuführen ist. Im Gegensatz dazu stellen die simulierten Produktionsraten über die Deckschicht gemittelte Werte dar, so daß die Deckschichtraten besonders für den Vergleich der zeitlichen Verläufe geeignet sind. Hier zeigt sich eine gute Übereinstimmung für die Winter- und Frühjahrsphase, während die Abnahme im Sommer im Modell zu schnell erfolgt (Abbildung 54). Für einen gezielteren Vergleich müssen die Tiefenprofile der Primärproduktion betrachtet werden. Das Frühjahr zeigt eine gute Übereinstimmung, während die Sommerphase große Abweichungen aufweist. Die gemessenen Daten zeigen zu dieser Zeit relativ hohe Werte, die nahe an die im Frühjahr gemessenen Raten heranreichen (Abbildung 55), während das Modell, durch eine nicht hinreichende Simulation des regenerierten Systems, zu der Zeit nahezu keine Primärproduktion simuliert. Die sehr geringen Produktionsraten im Winter lassen sich für das Modell und die Felddaten mit Lichtmangel erklären.

Ein Vergleich der Neuen Produktion ist durch die fehlenden gemessenen Daten nur auf einer mehrere Monate, bzw. unterschiedliche Systemzustände umfassenden Basis möglich. Koeve (1992) gibt für verschiedene Zeiträume des Jahres relativ gleichförmige Raten der Neuen Produktion an. Diese werden in Tabelle 11 den simulierten Raten für die entsprechenden Zeiträume gegenüber gestellt.

Tabelle 11: Vergleich der simulierten Neuen Produktion mit Felddaten (Koeve, 1992)

	Modell	Felddaten
Frühjahr	0.2 bis 16.4 mmol N m ⁻² d ⁻¹	2.6 bis 5.0 mmol N m ⁻² d ⁻¹
Sommer	16.4 bis 0.2 mmol N m ⁻² d ⁻¹	1.6 bis 4.0 mmol N m ⁻² d ⁻¹

Im Vergleich der Neuen und Regenerierten Produktion soll hier auch auf das f-ratio eingegangen werden. Wie Koeve (1992) und Bodungen et al. (1995) beschreiben, etabliert sich in der Regel bereits früh im Jahr ein ausgeprägtes regeneriertes System in der Norwegensee, das während der gesamten Wachstumsperiode ein f-ratio von unter 0.3 aufweist. Dieses wird von den simulierten Daten nicht widerspiegelt, die nur während der Sommerphase entsprechend niedrige Verhältnisse aufweisen (vgl. Abbildung 29).



5.6 Sedimentation

Der Vergleich des Jahresganges der simulierten Sedimentationsraten mit den Felddaten aus verankerten Sinkstofffallen in 500, 1000 und 3000 m Tiefe zeigt deutliche Abweichungen (Abbildung 56, 57 und 58). Die Sedimentationsraten werden vom Modell etwa um den Faktor 5-10 überschätzt, während das saisonale Muster nur unwesentliche Unterschiede zeigt (vgl. Abbildung 11). Es kristallisieren sich beim Vergleich der simulierten mit den ermittelten Sedimentationsraten zwei grundsätzliche Unterschiede heraus: Zum einen zeigt die Simulation ein Sedimentationsmuster, wie es von den Felddaten zwar nicht im Detail, jedoch im grundsätzlichen Trend bestätigt wird. Zum anderen überschätzt die Simulation die erreichten Raten der Felddaten.

Die Unterschiede im Muster des Jahresganges haben die gleichen Ursachen, wie sie schon für das Zooplankton und die Primärproduktion festgestellt wurden. Durch die relativ späte Entwicklung des Zooplanktons in der Simulation kann sich eine ausgeprägte Frühjahrsblüte mit geringem Nutzen für das pelagische System etablieren, die zu einem verstärkten Sedimentationsereignis führt. Dieses ist in den gemessenen Daten der Norwegensee nur in manchen Jahren nachvollziehbar. Dieses Sedimentationsmuster kann sich *in situ* derart verschieben, daß neben dem Maximum im Spätsommer auch ein Maximum im Frühjahr beobachtet werden kann, was durch die große Streuung der gemessenen Raten verdeutlicht wird (vgl. Kapitel 2.5).

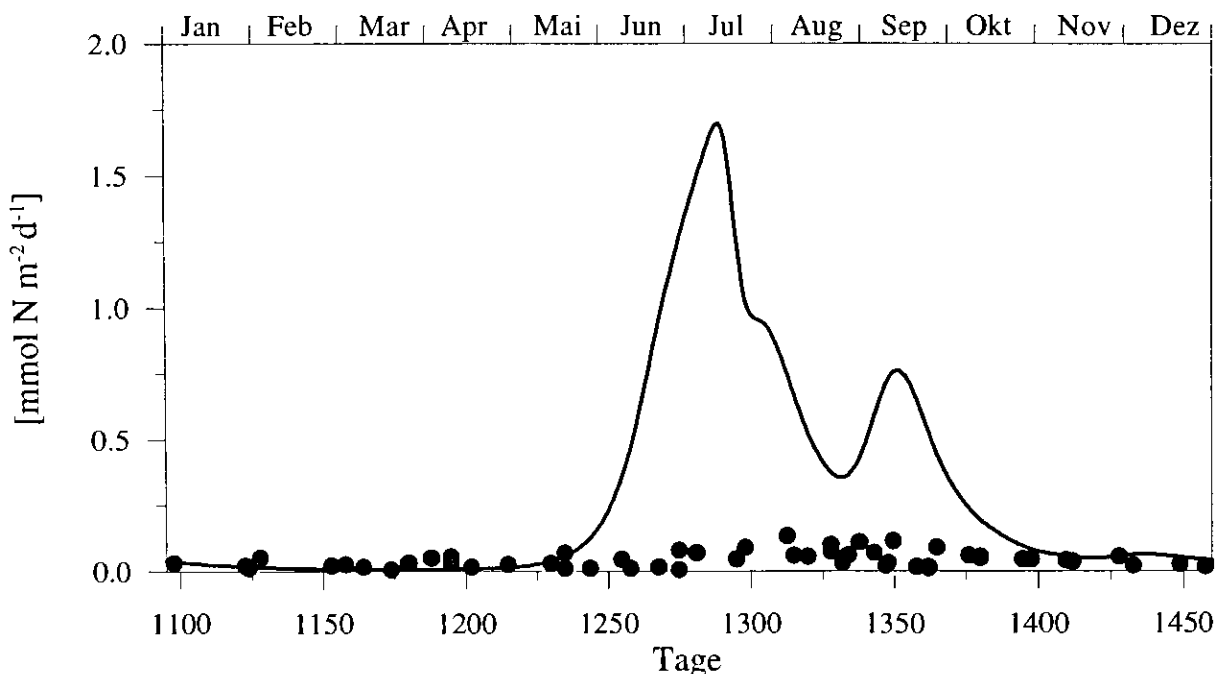


Abbildung 56: Jahresgang der Sedimentation in 500 m.. • : Felddaten, — : Modellsimulation

Der typische Verlauf der Systementwicklung *in situ* scheint vielmehr die Ausbildung eines ausgeprägten regenerierten Systems mit einem hohen Anteil an heterotrophem Plankton im Frühjahr zu ermöglichen, das durch seine Komplexität eine hohe Umsatzrate aufweist, wodurch eine schnelle Sedimentation von organischem Material verhindert wird (Peinert et al., 1989; Bodungen et al., 1995). So müssen *in situ* bei hohen Biomassen in der Deckschicht nicht gleichzeitig hohe Sedimentationsraten gemessen werden, was hingegen im Modell durch die Parametrisierung der Detritusproduktion vorausgesetzt wird.

Die simulierte Erhöhung der Sedimentation im Herbst wird im Gegensatz zu den Ereignissen in der Norwegensee durch das Eintreffen des langsam sinkenden Detritus in der jeweiligen Tiefe verursacht. *In situ* wird die erhöhte Sedimentation dagegen durch eine Zunahme der absinkenden Egestionsprodukte und der Sterblichkeit der Pteropoden verursacht (vgl. Kapitel 2.3). Die niedrigen simulierten Partikelflußraten im Winter können einerseits durch nicht adäquat parametrisierten suspendierten Detritus verursacht werden, andererseits durch Prozesse in der Wassersäule, die zum Beispiel durch mikrobielle Aktivität zu einer Repartikularisierung von gelöster organischer Substanz in der Wassersäule führen. Die einheitliche Parametrisierung des Detritusabbaus führt zu einer enormen Überschätzung des vertikalen Partikelflusses während der Wachstumsperiode sowie zu einer Unterschätzung im Winter. Hier zeigt sich die Notwendigkeit jahreszeitlich angepaßter Abbauparameter besonders deutlich.

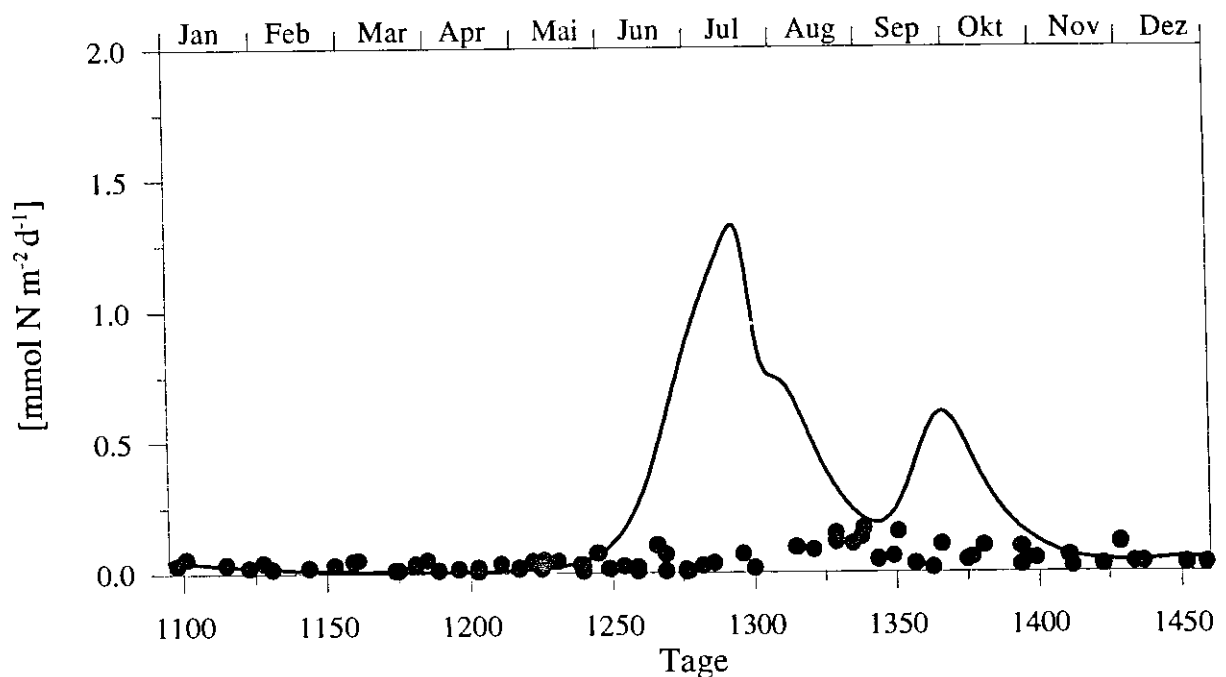


Abbildung 57: Jahresgang der Sedimentation in 1000 m.. • : Felddaten, — : Modellsimulation

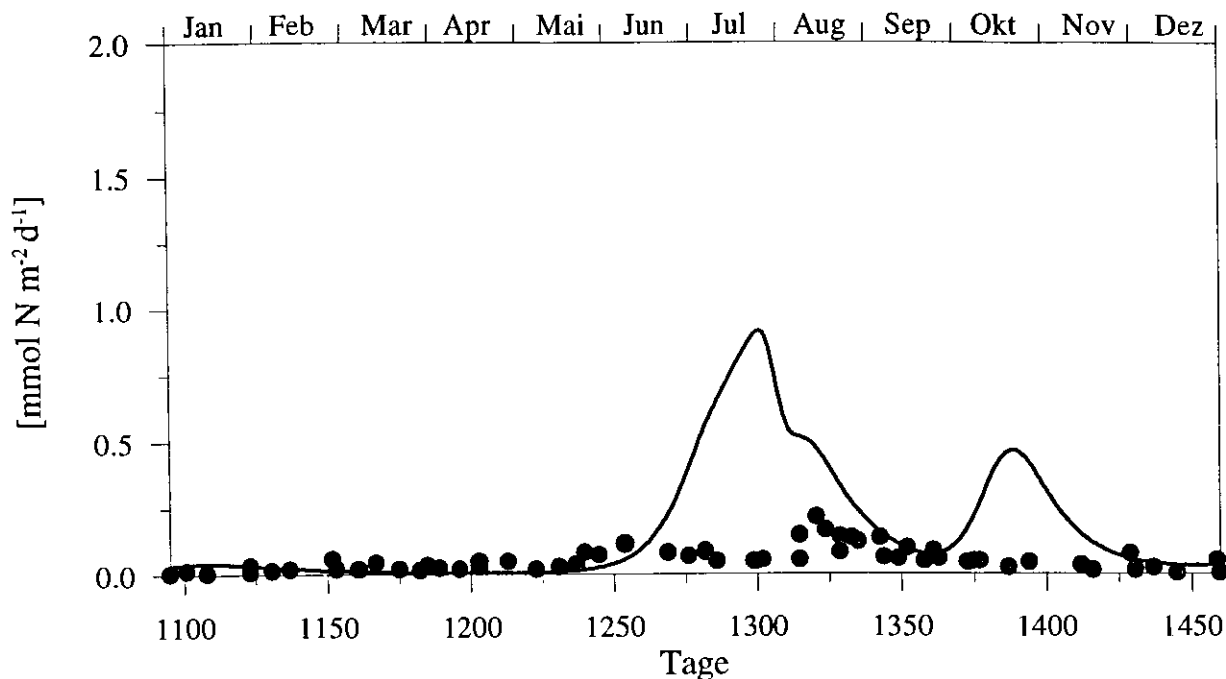


Abbildung 58: Jahresgang der Sedimentation in 3000 m.. • : Felddaten, — : Modellsimulation

Mit zunehmender Tiefe nähern sich die simulierten Sedimentationsraten immer stärker den gemessenen Raten an (Abbildung 57 und 58), während das grundsätzliche jährliche Sedimentationsmuster sowohl jeweils in den Felddaten, als auch in der Simulation erhalten bleibt. Die Abnahme der simulierten Raten wird dabei durch immer geringere Detrituskonzentrationen mit zunehmender Tiefe hervorgerufen, die auf Abbauprozesse während des Sinkprozesses zurückzuführen sind. In den Felddaten ist diese Abnahme nicht nachzuvollziehen, sie zeigen vielmehr gleichbleibende bis zunehmende maximale Raten mit der Tiefe (vgl. Kapitel 2.5), die mit den Modellhypothesen nicht erklärbar sind. Diese Zunahme ist vielmehr auf hydrographische und sedimentologische Ereignisse wie advektiver Eintrag und Resuspension am norwegischen Schelf und in der Norwegensee zurückzuführen (Bodungen et al., 1991), die in einem eindimensional auflösenden Modell nicht berücksichtigt werden können.

Ein weiterer Unterschied ist durch die Parametrisierung bedingt. Während die Abbauprozesse im Modell in allen Tiefen vor sich gehen, findet in der Wassersäule, vermutlich in Tiefen unterhalb von 500 m, nurmehr ein sehr geringer bakterieller Abbau des Detritus statt (Joint & Pomroy, 1987; Cho & Azam, 1988). Auch die Sinkgeschwindigkeit spielt in diesem Zusammenhang eine wichtige Rolle, da eine erhöhte Verweildauer der Partikel in den biologisch aktiven Schichten der Wassersäule zu einem verstärkten Abbau führt. Da der Partikelfluß in 500 m Tiefe von den Unterschieden im Abbau und den Resuspensionsereignissen weitgehend ausgenommen ist, wird sie als einzige Tiefe für die Validierung und sich daraus ergebende mögliche Veränderungen der Parametrisierung (s. folgendes Kapitel) verwendet werden. Die Abnahme der simulierten Raten mit zunehmender Tiefe führt zu keiner

befriedigenden Übereinstimmung mit den gemessenen Raten. Diese Unterschiede sollen durch Modellexperimente im nächsten Kapitel näher untersucht werden.

5.7 Vergleich jährlicher Raten

Zur Validierung des Modells stehen neben den Jahresgängen der verschiedenen Variablen und Prozesse auch Produktions- und Sedimentationsraten zur Verfügung, die räumlich über die gesamte Wassersäule und zeitlich über jeweils ein Jahr integriert worden sind. Diese werden in Tabelle 12 den Modellergebnissen gegenübergestellt.

Die Neue Produktion zeigt eine sehr gute Übereinstimmung des simulierten Wertes mit der von Koeve (1992) über die Nitrat- und Ammoniumaufnahme kalkultierten jährlichen Rate. Der Vergleich der Gesamt Produktion zeigt eine Unterschätzung der simulierten Rate um die Hälfte des ermittelten Wertes (Rey, 1981). Eine mögliche Erklärung für diese Abweichung kann aus der sehr niedrigen regenerierten Produktion abgeleitet werden. Diese wird vermutlich aufgrund der einfachen Parametrisierung des Stickstoffkreislauf und damit der Remineralisierungsprozesse unterschätzt (s. o.), was sich in niedrigen Produktionsraten während der Sommerphase und in einem sehr hohen jährlichen f-ratio niederschlägt (vgl. Kapitel 4.2.1). Außerdem muß die Umrechnung der Stickstoffaufnahme in Kohlenstoffassimilation über das Redfield-Verhältnis als unsicher betrachtet werden, da das C:N-Verhältnis, abhängig vom physiologischen Zustand der Planktonzellen und den Umweltbedingungen schwanken kann. Eine Verminderung, bzw. Erhöhung des C:N-Verhältnisses um ein Drittel kann allein die großen Abweichungen nicht erklären.

Dieses Modellergebnis hat demnach einen sehr geringen Anteil regenerierter Produktion an der Gesamt Produktion zur Folge und führt dadurch zu einer Unterschätzung der jährlichen Gesamtproduktion. Das sehr hohe jährliche f-ratio wird auch von Fasham et al. (1990) für ein mixed-layer-Box-Modell beschrieben, das, trotz einer komplexeren Parametrisierung der Remineralisierungsprozesse durch die Integration von Bakterien und gelöstem organischem Stickstoff in das Modell, die niedrigen gemessenen Werte nicht simulieren kann.

Tabelle 12: Vergleich der simulierten jährlichen Produktion und Sedimentation. Die mit * gekennzeichnete Sedimentation ist mit der Resuspension (vgl. Kapitel 2.5) normalisiert

	Modell	Felddaten	Quelle
Neue Produktion	0.507 mol N m ⁻² a ⁻¹ (40 g C m ⁻² a ⁻¹)	0.512 mol N m ⁻² a ⁻¹	Koeve, 1992 ¹
		21-29 g C m ⁻² a ⁻¹	Bodungen et al., 1995 ²
Gesamt Produktion	0.601 mol N m ⁻² a ⁻¹ (48 g C m ⁻² a ⁻¹)	90 g C m ⁻² a ⁻¹	Rey, 1981 ³
f-ratio	0.84	0.23 - 0.45	^{1,2} & ³
Sedimentation in 500 m	0.108 mol N m ⁻² a ⁻¹ (1.50 g N m ⁻² a ⁻¹)	0.40 g N m ⁻² a ⁻¹	Bodungen et al., 1995
Sedimentation in 1000 m	0.082 mol N m ⁻² a ⁻¹ (1.15 g N m ⁻² a ⁻¹)	0.23 g N m ⁻² a ⁻¹	Bodungen et al., 1995
Sedimentation in 3000 m	0.062 mol N m ⁻² a ⁻¹ (0.87 g N m ⁻² a ⁻¹)	0.28 g N m ⁻² a ⁻¹ *	Bodungen et al., 1995

Wie der Vergleich der Sedimentationsraten gezeigt hat, überschätzt das Modell die Felddaten über weite Bereiche des Jahres. Diese Diskrepanz drückt sich ebenfalls in den jährlichen Sedimentationsraten aus (Tabelle 12), die jedoch mit einer Überschätzung um das vierfache wesentlich geringer ausfällt als im Vergleich der Jahresgänge. Hierbei sollte beachtet werden, daß sogar die interannuelle Variabilität der Felddaten den Faktor 2 erreicht (vgl. Abbildung 11). Mögliche Ursachen für diese Überschätzung sind oben bereits erwähnt worden. Für die Annäherung der Raten im Jahresintegral kann die sehr niedrige Sedimentation im Winter als ein möglicher Grund herangezogen werden, da die Simulation zu dieser Jahreszeit eine erhebliche Unterschätzung zeigt. Die bereits erwähnten stetigen Abbauprozesse in BIOM führen zu einer verstärkten Abreicherung an Partikeln in den unteren Wasserschichten, die damit das Jahresintegral negativ beeinflusst. Dabei ist anzumerken, daß die angesprochene Resuspension von sedimentiertem Material für die 1000 und 3000 m Tiefe (Tabelle 12) bereits herausgerechnet worden ist (Bodungen et al., 1995).

Wie der Vergleich der Produktionsraten ergeben hat, zeigt sich eine gute Übereinstimmung in den jährlichen Raten der Neuen Produktion. Diese stellt nach dem Konzept von Eppley & Peterson (1979) die Biomasse dar, die potentiell aus der euphotischen Zone sedimentieren kann. Der Vergleich der gemessenen mit den simulierten Phytoplankton- und Nitratkonzentrationen hat ebenfalls eine sehr gute quantitative Übereinstimmung ergeben. Das bedeutet, daß die Voraussetzungen für die Quantität der durch Neue Produktion gebildeten Biomasse und damit die potentielle Menge der Sedimentation sowohl in der Norwegensee als auch im Modell im Jahresverlauf und über das Jahr integriert, nahezu identisch ist. Eine Abweichung der Partikelflußraten muß daher andere Ursachen haben:

- Eine nicht adäquate Parametrisierung der Abbauprozesse kann im Modell zu einer Überschätzung des Partikelflusses führen, da ein zu geringer Abbau die Konzentration der sedimentierenden Biomasse erhöhen würde. Besonders der 'microbial loop', der ein komplexes Nahrungsnetz beschreibt, kann an den Abbauprozessen einen wesentlichen Anteil haben. Durch die Komplexität wird der Stickstoff bereits in der Deckschicht mehrmals zwischen den einzelnen Kompartimenten rezirkuliert, so daß ein verstärkter Abbau zu gelösten Nährstoffen gegeben ist, wodurch wiederum ein negativer Einfluß auf die Sedimentationsrate beschrieben wird.
- Die Sinkgeschwindigkeit spielt eine entscheidende Rolle, da sie die Dauer bestimmt, die ein Partikel in der Wassersäule verbringt, und damit für die mögliche Abbaurate verantwortlich ist. Eine niedrige Sinkgeschwindigkeit führt demnach zu einer Verringerung der Sedimentation, während höhere Raten auf eine erhöhte Sinkgeschwindigkeit zurückzuführen sind. Dies wird auch durch die Sensitivitätsanalyse bestätigt.
- Ein advektiver Export von partikulärem Stickstoff aus der Norwegensee kann zu einer Verringerung der Biomassekonzentration führen. Dieser advektive Export kann allerdings aufgrund der guten Übereinstimmung der Voraussetzungen für den Aufbau von potentiell sedimentierenden Partikeln als Grund für die Diskrepanzen in der Sedimentation ausgeschlossen werden.

5.8 Zusammenfassende Diskussion

Die Validierung des Modellstandardlaufes anhand von Felddaten läßt vier Parametrisierungen erkennen, deren Auswirkungen das gesamte System und seine zeitliche Variabilität beeinflusst. Diese werden im folgenden näher erläutert:

- Die Parametrisierung der biologischen Variablen führt im Modell zu einer Frühjahrsblüte, wie sie für die Norwegensee nur sporadisch beobachtet werden kann (Bodungen et al., 1991b). Verursacht wird diese Situation durch das späte Auftreten hoher Zooplanktonkonzentrationen in der Deckschicht. Diese Phytoplanktonblüte verursacht ihrerseits durch hohe Raten die Überschätzung der Primärproduktion. Der Jahresgang der Neuen Produktion zeigt einen Verlauf, wie er für ein System mit Blütenentwicklung im Frühjahr typisch ist. Dabei treten in der Wassersäule hohe Raten zur Zeit maximaler Phytoplanktonkonzentrationen auf, gefolgt von niedrigen Raten während des Sommersystems, die sich ebenfalls im Jahresgang des f-ratio widerspiegeln. Hohe Phytoplanktonkonzentrationen und der Zusammenbruch der Blüte führen zu einer erhöhten Detritusproduktion im Frühjahr, die wiederum in den Jahresgängen der Sedimentation durch eine erhöhte Rate im Frühjahr nachvollziehbar ist. Durch das Fehlen von Freßfeinden, die zu einem Recycling der absinkenden Partikel beitragen, wird das Sedimentationsmaximum begünstigt.
- Besonders die niedrigen Phytoplanktonkonzentrationen und Produktionsraten im Sommer werden durch eine inadäquate Parametrisierung des 'microbial loop' hervorgerufen. Durch das Fehlen von

autotrophem und heterotrophem Mikro- und Nanoplankton wird der Abbau und die Remineralisierung von Detritus in der Deckschicht in BIOM nur unzureichend simuliert (Pomeroy & Wiebe, 1993). Daraus folgt eine Unterschätzung der regenerierten Produktion im Sommer, wie sie für die jährlichen Raten der Gesamt Produktion diskutiert worden ist. Andererseits führt die einfache Parametrisierung der Remineralisierungsprozesse zu einer sehr hohen Sedimentation, die durch ein mehrmaliges Recycling des Stickstoffs in der Wassersäule abgeschwächt würde.

- Der dritte Bereich wird durch die Schwierigkeit hervorgerufen, der Vielzahl von Partikeln in der Wassersäule und ihrer Sinkgeschwindigkeit gerecht zu werden. Das Modell simuliert lediglich zwei mögliche Partikelklassen mit unterschiedlichen Sinkgeschwindigkeiten und vernachlässigt dabei die in der Wassersäule suspendierten und nur sehr langsam absinkenden Partikel. Dadurch werden einerseits die niedrigen PON-Konzentrationen in der Wassersäule im Winter erreicht, andererseits die Sedimentation im Winter unterschätzt.

- Neben diesen, für das System bedeutenden Bereichen kann mit der Deckschichtdynamik noch eine weitere Ursachen für mögliche Diskrepanzen zwischen Modell und gemessenen Daten ermittelt werden. So ist der Jahresgang der Deckschichttiefe für den Beginn der Phytoplanktonentwicklung ausschlaggebend, während die Deckschichttiefe durch den Gehalt an gelösten Nährstoffen in der Deckschicht eine wichtige Größe für das Ausmaß der sich bildenden Phytoplanktonblüte und der daraus resultierenden Biomasse darstellt.

6. Modellexperimente

Die im vorangegangenen Kapitel gefundenen Gemeinsamkeiten und Abweichungen zwischen Modellergebnissen und Felddaten stellen, zusammen mit den Ergebnissen der Sensitivitätsanalyse, die Grundlage für Modifikationen dar, die sowohl die Formulierung von Prozessen als auch die Konstellation der Parameterwerte betreffen. Diese Veränderungen werden im folgenden in Modellexperimenten getestet und haben zum Ziel, einerseits ausgewählte Prozesse des Systems durch eine genauere Abstimmung besser simulieren zu können, andererseits die Grenzen plausibler Simulationen durch extreme Veränderungen verschiedener Parameter zu erreichen. Die Arbeit mit einem validierten Modell stellt darüberhinaus den eigentlichen Zweck eines biologischen Modells dar, da mit ihm wichtige biologische Fragestellungen untersucht werden können, für die keine geeigneten Labor- oder *in situ*-Methoden zur Verfügung stehen.

Die Ergebnisse der Validierung und der Sensitivitätsanalyse haben besonders die Bedeutung des Zooplanktons für das System verdeutlicht. Darüber hinaus spielen das Licht und die Variabilität der Deckschichttiefe eine wesentliche Rolle. Desweiteren zeigte sich, daß auch der Parametrisierung des Detritus sowie der Remineralisierung des Stickstoffs durch den 'microbial loop' in BIOM große Bedeutung zukommt. Aufgrund sehr komplexer Strukturen mußte in dieser Arbeit auf eine Veränderung dieser Parametrisierungen verzichtet werden, so daß keine Experimente mit zusätzlichen Kompartimenten, die zum Beispiel die Bakterien und den gelösten organischen Stickstoff (DON) als Grundelemente des 'microbial loop' repräsentieren, durchgeführt werden konnten. In über 90 Modellversuchen wurde jeweils ein ausgewählter, die oben angesprochenen Variablen beeinflussender Parameter variiert. Die Möglichkeit, Parameter während eines Modelljahres zu variieren, wurde in den Experimenten ebenfalls angewendet. Für einen Vergleich der Experimente mit dem Standardlauf wurden zunächst die Variablen jeweils eines Experimentes über die Wassersäule integriert und die Differenzen dieser Integrale zum Standardlauf im Jahresgang dargestellt. In einem weiteren Vergleich wurden die Systemkompartimente sowie die Produktion und Sedimentation über das gesamte Modelljahr integriert und ihre relative Veränderung zum Standardlauf dargestellt. Mit diesen Methoden ist es möglich, bei veränderten Bedingungen die Verlagerung des Stickstoffs in die verschiedenen Kompartimente zu quantifizieren und somit die positiven oder negativen Effekte für das gesamte System zu verdeutlichen. Mit positiven, bzw. negativen Effekten für ein System sind in diesem Zusammenhang die Erhöhungen, bzw. Verringerungen der Konzentrationen und Raten verschiedener Kompartimente und Prozesse gemeint. Anschließend werden die absoluten Jahresintegrale der Produktion und Sedimentation mit denen des Standardlaufes und der Felddaten verglichen.

6.1 Deckschicht-Variationen

Die Deckschichttiefe wird in der Norwegensee besonders durch die Temperatur beeinflusst. Dadurch können Sturmereignisse, die auch im Sommer auftreten und so zu einer Abkühlung der oberen Wassersäule und damit zu Konvektionsereignissen führen, eine Vertiefung der Deckschicht verursachen. Zusätzlich kann der zeitliche Ablauf der Deckschichtverflachung und -vertiefung im Jahresgang wetterbedingt um mehrere Wochen variieren. Der Einfluß dieser unterschiedlichen Szenarien auf das simulierte pelagische System und die Sedimentation wurde in Modellexperimenten untersucht. Die Verläufe der verschiedenen Deckschicht-Variationen sind in Abbildung 59 dargestellt.

Bei einem 'Extremexperiment', hier nicht explizit gezeigt, stellte sich heraus, daß bei einer konstanten Deckschichttiefe von 100 m eine nur einen Tag andauernde Vertiefung auf 300 m ausreichte, um die Nährstoffkonzentrationen in der Deckschicht wieder auf 'normale' Winterwerte anzuheben. Für das pelagische System bedeutet dies, daß Konvektionsereignisse im Frühjahr und während der oligotrophen Phase im Sommer zu einem erheblichen Eintrag neuer Nährstoffe führen können. Diese Nährstoffe verursachen eine erhöhte Produktion (Neue Produktion) von Phytoplanktonbiomasse, die nach dem Konzept von Eppley & Peterson (1979) Auswirkungen auf die potentielle Sedimentation haben kann (Bodungen, 1989).

Aufgrund der Vielzahl der Experimente zur Deckschichtdynamik werden im folgenden die Ergebnisse zusammengefaßt und es wird auf eine detaillierte Darstellung verzichtet. Durch die maximale simulierte Deckschichttiefe vom 300 m, die jeweils im späten Winter erreicht wird, sind die Ausgangsbedingungen bezüglich der zur Verfügung stehenden Nährstoffe für alle Deckschicht-Experimente gleich, so daß Abweichungen in den Quantitäten der Systemvariablen allein durch die Einflüsse der veränderten Deckschichtzyklen möglich sind.

In einer Serie von Modellläufen wurden zunächst die Auswirkungen einer Deckschicht untersucht, deren minimale Tiefe sehr früh im Jahr erreicht wird (Abbildung 59 B). Dabei konnte ein sehr früh einsetzendes Phytoplanktonwachstum beobachtet werden. Die Blüte erreicht aufgrund des ebenfalls früher einsetzenden Grazings des Zooplanktons jedoch nicht die maximale Biomasse, wie sie der Standardlauf gezeigt hat (Abbildung 60). Daraus folgt eine erhöhte Nitratkonzentration in der Deckschicht, die in der folgenden Sommerphase nicht die niedrigen Konzentrationen des Standardlaufes erreicht. Die Jahresintegrale zeigen für diese Deckschicht-Variation niedrigere Werte für die lebenden sowie höhere Konzentrationen für die abgestorbenen partikulären Kompartimente. Bemerkenswert ist eine erhöhte Sedimentation des langsam sinkenden Detritus, die mit geringeren Remineralisierungsprozessen in der Wassersäule und einer geringeren Grazer-Konzentration erklärt werden kann. Wie in Tabelle 13 (Experiment 1) dargestellt ist, wirkt sich dieser Verlauf der Deckschicht durch niedrigere Produktionsraten negativ auf das System aus. Die Sedimentationsraten bleiben dabei nahezu unverändert.

Weiterhin spielt die minimal erreichte Tiefe der Deckschicht im Sommer für die Entwicklung des pelagischen Systems eine wichtige Rolle (Abbildung 59 C). So haben Experimente gezeigt, daß aufgrund der durchschnittlich schlechteren Lichtbedingungen in der Deckschicht bei einer minimal erreichten Tiefe von 50 m (gegenüber 10 m im Standardlauf) nur ein vermindertes Phytoplanktonwachstum möglich ist (Abbildung 60). Dieses macht sich in allen berechneten Jahresintegralen der Variablen bemerkbar, die nur für das Nitrat einen höheren Wert zeigen, was auf einen geringeren Verbrauch dieses Nährstoffes hinweist. Auch für diesen Verlauf der Deckschicht im Jahresgang zeigt sich ein negativer Effekt auf die integrierten Werte der Systemvariablen (Tabelle 13, Experiment 2).

Wird die Verflachung der Deckschicht bis spät in das Jahr hinein verzögert (Abbildung 59 D), entwickelt sich erwartungsgemäß eine sehr niedrige autotrophe Biomasse (Abbildung 60), da die Phytoplanktonkonzentration zur Zeit der Blütenentwicklung über eine größere Tiefe gemittelt wird. Über die gesamte Wassersäule integriert, wird aber eine höhere Phytoplanktonbiomasse als beim Standardlauf erreicht. Eine Erklärung für dieses Verhalten liegt in den geringen Konzentrationen des Phytoplanktons der verschiedenen Tiefenschichten, die von der Deckschicht umfaßt werden. Sie ermöglichen es dem Zooplankton nicht, genügend hohe Konzentrationen zu entwickeln, um aufgrund der verwendeten Parametrisierung einen entsprechenden Freßdruck auf das Phytoplankton zu entwickeln. Dieses wird auch durch die Jahresintegrale der beiden Detrituskompartimente bestätigt, die eine Erhöhung der SSD-Konzentration (abgestorbenes Material) sowie eine Verringerung der LSD-Konzentration (überwiegend Kotballen) zeigen. Die Tabelle 13 (Experiment 3) zeigt wiederum den negativen Effekt auf das System. Die Sedimentation bleibt auch in diesem Experiment nahezu unverändert.

Experimente mit Konvektionsereignissen (Abbildung 59 E), die während des gesamten Jahres stattfanden, wurden sporadischen Ereignissen zu bestimmten Jahreszeiten, bzw. Systemzuständen gegenüber gestellt (letztere sind hier nicht explizit dargestellt). Dabei stellte sich heraus, daß besonders eine Störung während des Frühjahrs, zu Beginn des Phytoplanktonwachstums, großen Einfluß auf die Systementwicklung hat. Wie die Ergebnisse zeigen, verhindern immer wiederkehrende Konvektionsereignisse im Frühjahr die Ausbildung einer ausgeprägten Phytoplanktonblüte in der Deckschicht (Abbildung 60). Dadurch erreicht die Produktion nicht die maximalen Werte des Standardlaufes, die Sedimentation erreicht jedoch im Frühjahr höhere Raten. Diese Sedimentation wird überwiegend durch Phytoplankton verursacht, das durch die Konvektionsereignisse in Wasserschichten gemischt wird, in denen die Lichtbedingungen für den Aufbau von Biomasse nicht mehr ausreichen.

Konvektionsereignisse im Sommer führen zum Eintrag neuen Stickstoffs in die Deckschicht und verursachen temporär eine erhöhte Produktion und Sedimentation, wodurch das Konzept von Eppley & Peterson (1979) bestätigt wird. Die Jahresintegrale der Variablen und Raten aus den verschiedenen Läufen zeigen eine weitere Wirkung der Konvektionsereignisse: Während das autotrophe System schnell auf die veränderten Bedingungen mit einer erhöhten Produktion und Sedimentation reagiert, profitiert über das gesamte Jahr betrachtet besonders das heterotrophe System von der Vertiefung der

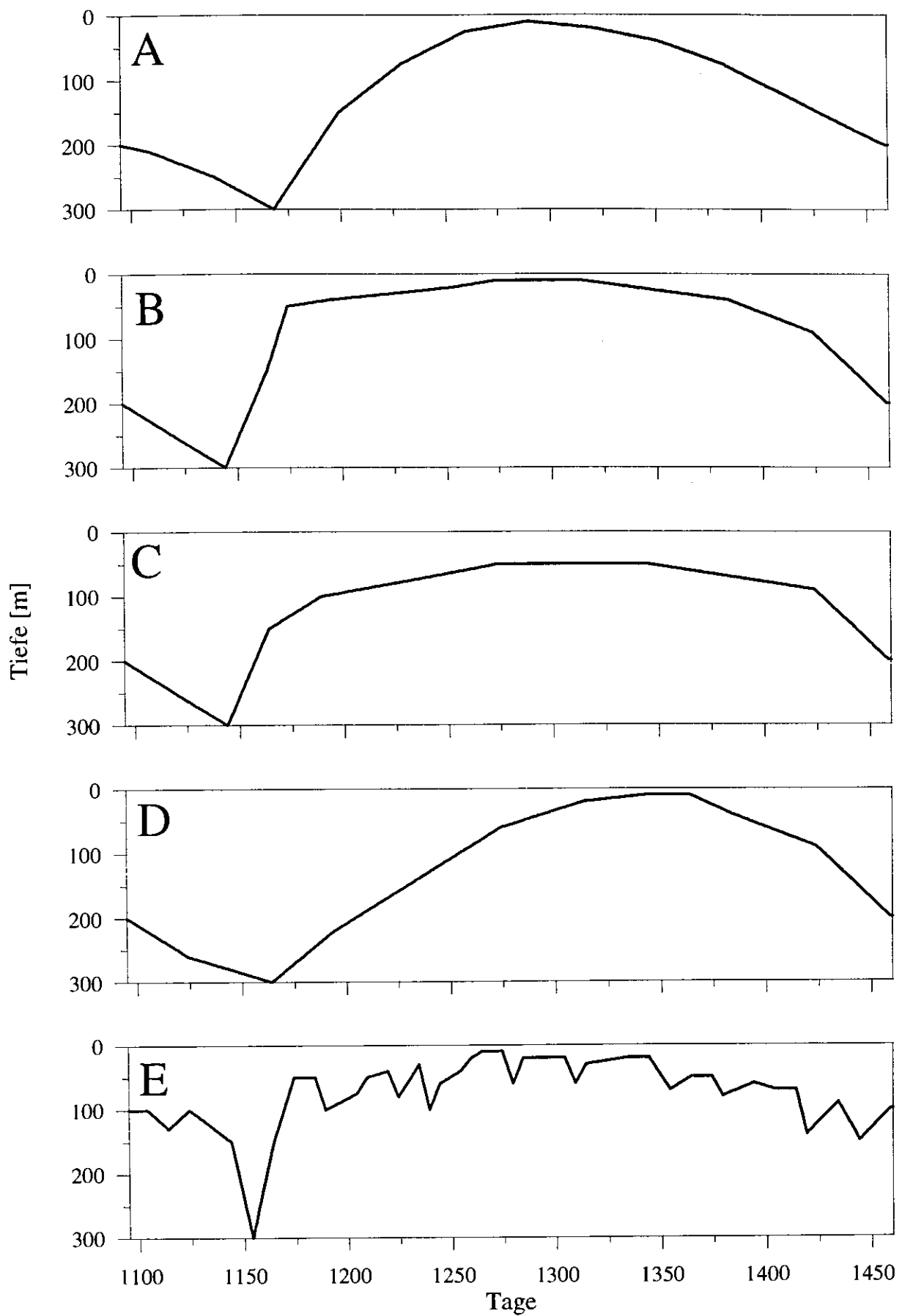


Abbildung 59: Jahrgang der Deckschichttiefen verschiedener Modellexperimente. A: Standardlauf; B: Experiment 1; C: Experiment 2; D: Experiment 3; E: Experiment 4 (vgl. Text)

Deckschicht. Dieses wird durch eine Erhöhung der dem heterotrophen System zugeordneten Variablen und Raten wie Zooplankton, Ammonium und LSD, sowie LSD-Sedimentation, ausgedrückt. Während auch die Regenerierte Produktion höhere Raten zeigt, liegt das Jahresintegral der Sedimentation nicht unbedingt über dem des Standardlaufes (Tabelle 13), was durch eine erhöhte Remineralisierung des Detritus in der Wassersäule verursacht wird. Damit konnte gezeigt werden, daß Konvektionsereignisse zwar besonders im Frühjahr und Sommer kurzfristig zu einer Erhöhung der Produktion und Sedimentation beitragen können, diese aber über die gesamte Wassersäule und ein Jahr betrachtet, aufgrund des höheren Anteils Regenerierter Produktion an der Gesamt Produktion keinen positiven Einfluß auf die Sedimentation haben müssen (Tabelle 13, Experiment 4).

Extreme Deckschicht-Situationen mit einer, über das ganze Jahr sehr flach, bzw. sehr tief gehaltenen Deckschicht, wurden ebenfalls mit dem BIOM untersucht. Dabei führen Deckschichttiefen, die während des gesamten Jahres nicht mehr als 30 m erreichen (Deckschichttiefe des Standardlaufes wurde durch zehn dividiert) zu einer nahezu kompletten Zehrung des Nitrats nach mehreren Jahren, da das entrainment durch Konvektion und diffusive Prozesse aufgrund weitgehender Nitratzehrung unterhalb der Deckschicht nur sehr geringe Raten erreichen kann. Das System schwingt sich im Laufe der Jahre auf einem sehr niedrigen Level ein, der durch eine Schwingung steigender und sinkender Nitrat- und Phytoplanktonkonzentrationen bestimmt wird. Das heterotrophe System bricht dabei komplett zusammen.

Eine sehr tief gehaltene Deckschicht (Deckschichttiefe des Standardlaufes wurde mit zehn multipliziert) führt ebenfalls zu einem Zusammenbruch des heterotrophen Systems sowie sehr niedrigen Deckschichtkonzentrationen des Phytoplanktons. Erstaunlich sind allerdings sehr hohe Jahresintegrale des Phytoplanktons. Hierzu bedarf es einer rückgreifenden Erklärung: Aufgrund der Modellstruktur und des Modellzeitschritts ist es möglich, daß in Schichten mit einem genügenden Lichtangebot das Phytoplankton produzieren und dadurch Biomasse aufbauen kann. Diese Biomasse erreicht aber in den einzelnen Tiefenschichten nur sehr geringe Konzentrationen, die aufgrund der spezifischen Parametrisierung des Grazings keine nennenswerte Zooplanktonentwicklung zuläßt. Durch das Fehlen des Zooplanktons kann die Phytoplanktonbiomasse akkumulieren, weil ihre Verluste nun ausschließlich durch die spezifische natürliche Mortalität verursacht werden, die über das Jahr betrachtet den Biomassezuwachs nicht ausgleichen kann. Da das Zooplankton anderen Umweltbedingungen als das Phytoplankton unterliegt, hat die Tiefe der Deckschicht keinen unmittelbaren Einfluß auf sein Wachstum. Vielmehr ist es von der primärproduzierten Biomasse abhängig, deren Konzentration die Höhe des Biomassegewinns der Zooplankter steuert. Die niedrigen Konzentrationen in den einzelnen Tiefenstufen verursachen nun den Zusammenbruch des Zooplanktons, da sie die Verluste durch Mortalität und Wegfraß nicht ausgleichen können. Die Sedimentation wird durch die Mortalität des Phytoplanktons sowie den Abbau des Detritus in der Wassersäule gesteuert und erreicht dadurch, wie auch das Phytoplankton selbst, sehr hohe Jahresintegrale.

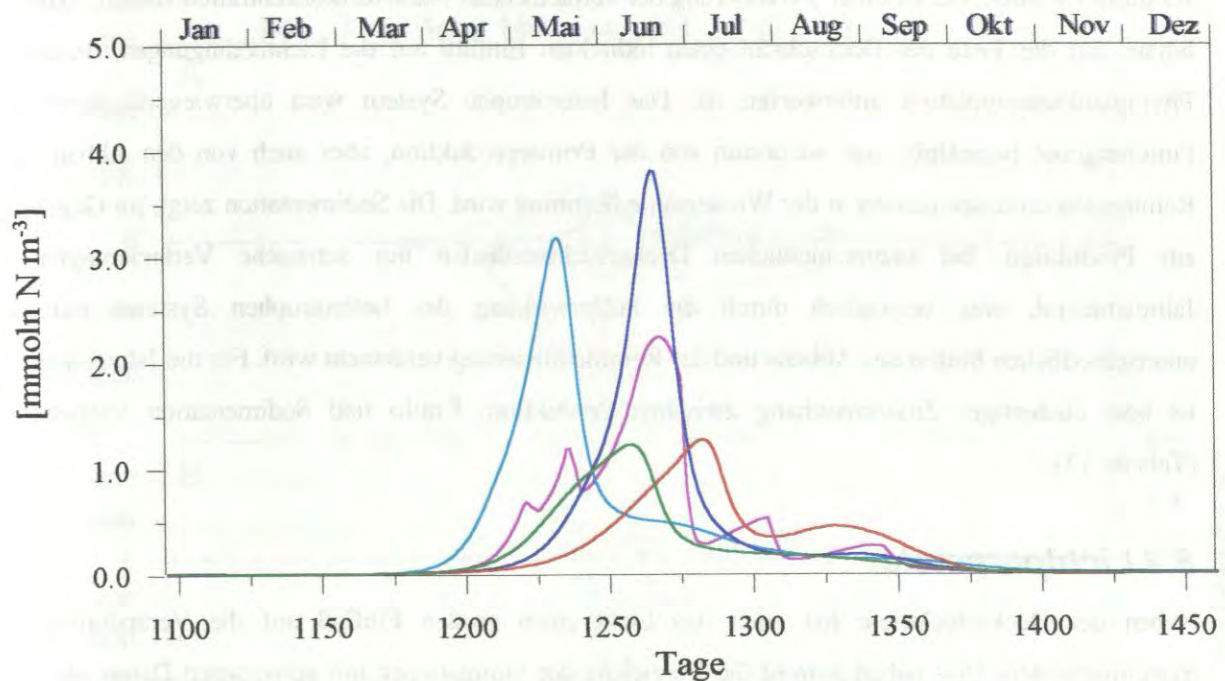


Abbildung 60: Jahresgänge des Phytoplanktons in der Deckschicht für verschiedene Deckschicht-Variationen (— : Deckschichtverlauf A [Standardlauf]; — : Deckschichtverlauf B; — : Deckschichtverlauf C; — : Deckschichtverlauf D; — : Deckschichtverlauf E)

Tabelle 13: Vergleich der simulierten jährlichen Produktion und Sedimentation mit Felddaten. Experiment 1: frühe Stratifizierung; Experiment 2: minimale Deckschichttiefe 50 m; Experiment 3: Späte Stratifizierung; Experiment 4: Konvektionsereignisse

	Neue Produktion [mol N m ⁻² a ⁻¹]	Gesamt Produktion [g C m ⁻² a ⁻¹]	f-ratio	Sedimentation [g N m ⁻² a ⁻¹]
Experiment 1	0.429	43	0.79	1.48
Experiment 2	0.470	44	0.85	1.46
Experiment 3	0.422	41	0.82	1.37
Experiment 4	0.503	49	0.82	1.44
Standardlauf	0.507	48	0.84	1.50
Felddaten	0.512	90	0.45	0.40
Quelle der Felddaten	Koeve, 1992 ¹	Rey, 1981 ²	berechnet aus ¹ & ²	Bodungen et al., 1995

Wie exemplarisch gezeigt werden konnte, hat die Deckschichtdynamik in BIOM sowohl einen Einfluß auf die Entwicklung der Systemkompartimente, als auch auf die Quantität ihrer Jahresintegrale. Dabei ist zu erkennen, daß die Produktion und die autotrophe Biomasse überwiegend durch Ereignisse

beeinflusst werden, die zu einer Veränderung der verbleibenden Nährstoffkonzentration führen. Darüber hinaus hat die Tiefe der Deckschicht einen indirekten Einfluß auf die Lichtbedingungen, denen die Phytoplanktonpopulation unterworfen ist. Das heterotrophe System wird überwiegend durch das Futterangebot beeinflusst, das wiederum von der Primärproduktion, aber auch von den Abbau- und Remineralisierungsprozessen in der Wassersäule bestimmt wird. Die Sedimentation zeigt, im Gegensatz zur Produktion, bei unterschiedlichen Deckschichtzuständen nur schwache Veränderungen im Jahresintegral, was vermutlich durch die Pufferwirkung des heterotrophen Systems mit den unterschiedlichen Stufen des Abbaus und der Remineralisierung verursacht wird. Für die Jahresintegrale ist kein eindeutiger Zusammenhang zwischen Produktion, f-ratio und Sedimentation festzustellen (Tabelle 13).

6.2 Lichtparameter

Neben der Deckschichttiefe hat auch das Licht einen großen Einfluß auf die Veränderung der Systemvariablen. Dies haben sowohl die Vergleiche der Simulationen mit gemessenen Daten, als auch die Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse gezeigt. Eine besondere Rolle kommt dabei der Bewölkung zu, auf deren Veränderung das Modell mit großer Sensibilität reagiert. Ein weiterer wichtiger Parameter ist die Anfangssteigung der P/I Kurve (Photosynthese-Licht-Koeffizient α). Eine Veränderung dieses Parameters wirkt sich besonders auf die Primärproduktion und die Phytoplanktonkonzentration aus. Dieser Parameter wird darüber hinaus während des Modellaufes variiert und somit ein Jahresgang simuliert. Als letzter Versuchsteil wurde eine Lichtschwelle in die Parametrisierung der Photosynthese integriert, unter der das Phytoplankton nicht mehr produzieren kann. Diese Schwelle wurde auf 1 W m^{-2} festgesetzt.

6.2.1 Bewölkung

Verminderte Bewölkung

Eine Verminderung der Wolkenbedeckung auf 4/10 hat eine höhere solare Einstrahlung auf die Wasseroberfläche und damit ein besseres Lichtklima in der Wassersäule zur Folge. Die Erhöhung der Lichtintensität in größeren Tiefen führt dabei zu einer frühen Produktion des Phytoplanktons und damit zu einer schnelleren Phytoplanktonakkumulation, auf die das Zooplankton mit steigender Biomasse reagiert. In Abbildung 61 sind die Abweichungen der über die Wassersäule integrierten Konzentrationen der Kompartimente vom Standardlauf, dargestellt. Dabei zeigt sich eine, gegenüber dem Standardlauf erhöhte Dynamik des Systems, bei der die deutlich höhere Zooplanktonkonzentration in der Wassersäule zu einem starken Verlust des Phytoplanktons und des SSD im Sommer führt. Aufgrund des hohen Freßdrucks auf das Phytoplankton und der großen Eindringtiefe des Lichtes wird das Ammonium im Herbst nur langsam verbraucht, bzw. zu Nitrat remineralisiert.

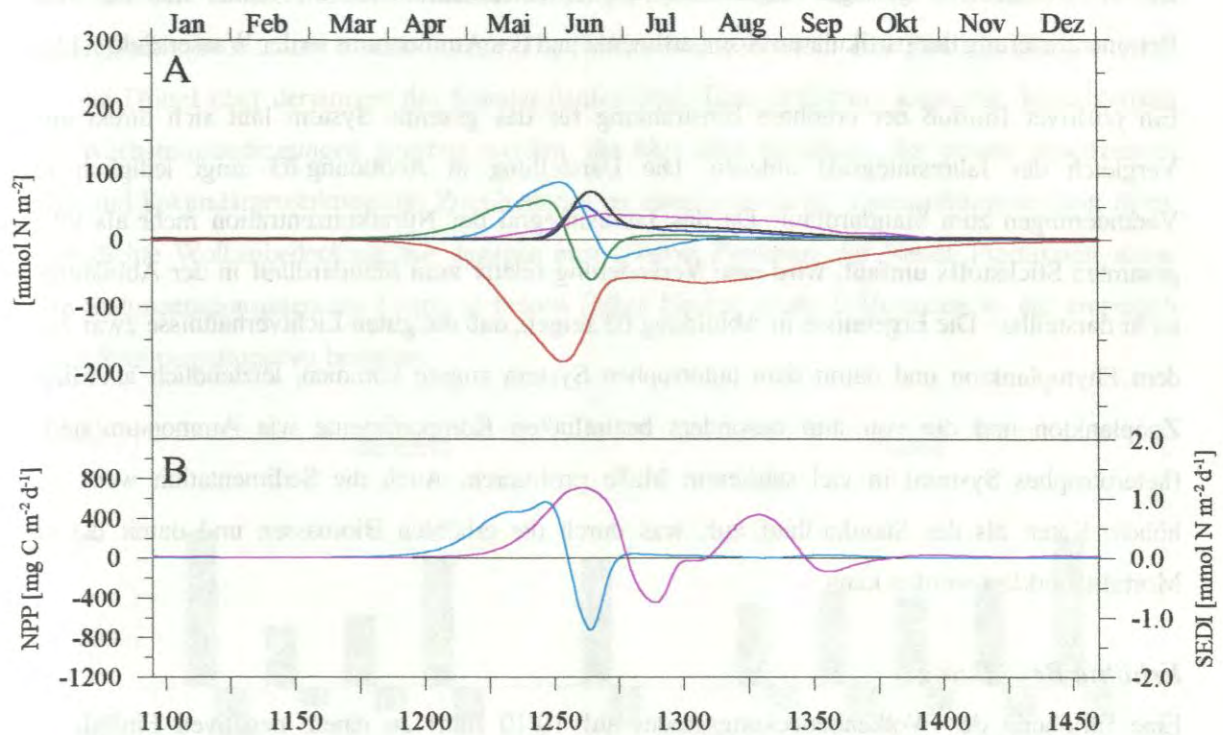


Abbildung 61: **Modellexperiment mit verminderter Wolkenbedeckung (cloud = 1/10)**. Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

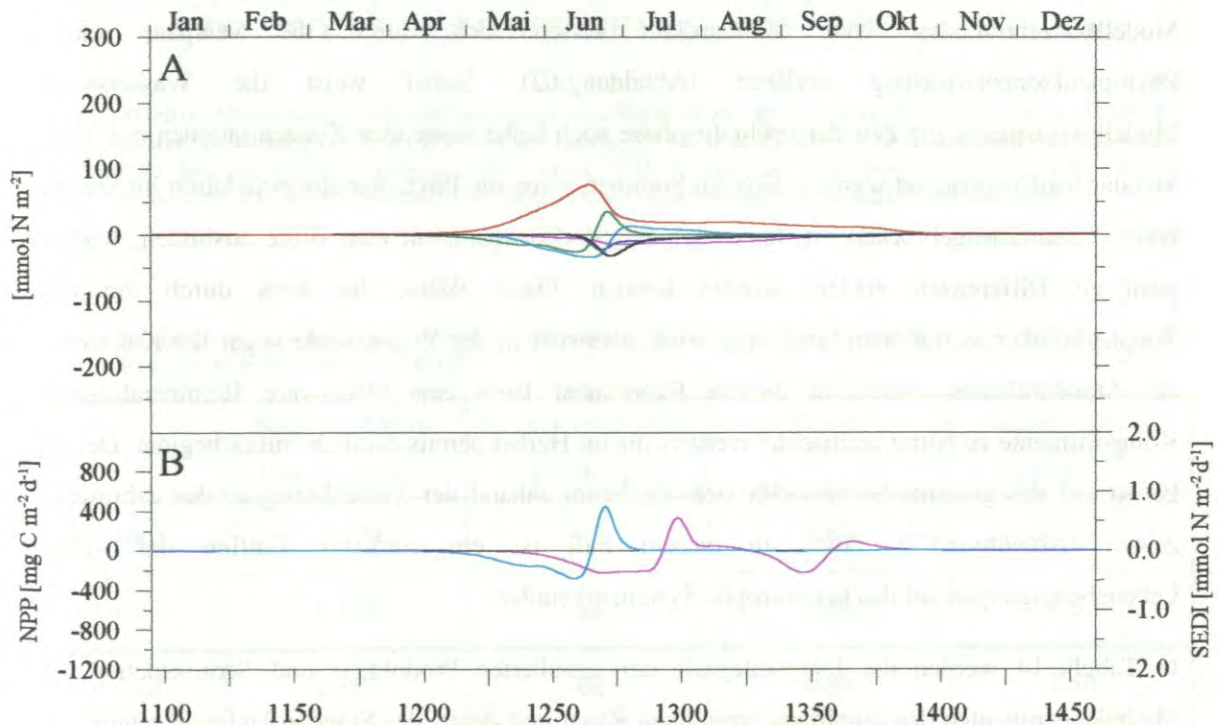


Abbildung 62: **Modellexperiment mit erhöhter Wolkenbedeckung (cloud = 10/10)**. Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

Die in Abbildung 61 gezeigte Angleichung der Nitratkonzentrationen im Winter läßt auf eine gute Remineralisierung der partikulären Kompartimente und des Ammoniums in der Wassersäule schließen.

Ein positiver Einfluß der erhöhten Einstrahlung für das gesamte System läßt sich direkt aus dem Vergleich der Jahresintegrale ablesen. Die Darstellung in Abbildung 63 zeigt lediglich relative Veränderungen zum Standardlauf. Da das Jahresintegral der Nitratkonzentration mehr als 99 % des gesamten Stickstoffs umfaßt, wird eine Veränderung relativ zum Standardlauf in der Abbildung nicht mehr darstellbar. Die Ergebnisse in Abbildung 63 zeigen, daß die guten Lichtverhältnisse zwar zunächst dem Phytoplankton und damit dem autotrophen System zugute kommen, letztendlich allerdings das Zooplankton und die von ihm besonders beeinflussten Kompartimente wie Ammonium und LSD (heterotrophes System) in viel stärkerem Maße profitieren. Auch die Sedimentation weist deutlich höhere Raten als der Standardlauf auf, was durch die erhöhten Biomassen und damit die erhöhte Mortalität erklärt werden kann.

Erhöhte Bewölkung

Eine Erhöhung des Wolkenbedeckungsgrades auf 10/10 führt zu einem negativen Einfluß auf die Konzentrationen und Raten in der Wassersäule. Da für die Wolkenbedeckung im Standardlauf bereits ein sehr hoher Wert verwendet wurde, ist der Effekt der verstärkten Bewölkung nur relativ schwach ausgeprägt. Die ungünstigen Lichtverhältnisse machen sich besonders im Frühjahr durch niedrigere Konzentrationen aller partikulären Kompartimente bemerkbar. Die Abweichungen der Modellkonzentrationen vom Standardlauf lassen sich durch die verspätet einsetzende Phytoplanktonentwicklung erklären (Abbildung 62). Dabei weist die Wassersäule des Modellexperiments zur Zeit der Frühjahrsphase noch keine steigenden Konzentrationen auf, wie sie im Standardlauf beobachtet wurden. Erst im Sommer, wenn die Phytoplanktonpopulation im Standardlauf bereits zusammengebrochen ist, kann sich im Modellexperiment eine Blüte ausbilden, wodurch die positiven Differenzen erklärt werden können. Diese Blüte, die auch durch die niedrigen Zooplanktonkonzentrationen begünstigt wird, übertrifft in der Wassersäule sogar die Konzentrationen des Standardlaufes. Auch in diesem Experiment kann eine effektivere Remineralisierung der Kompartimente zu Nitrat beobachtet werden, die im Herbst bereits deutlich früher beginnt. Der negative Effekt auf das gesamte System läßt sich wiederum anhand der Veränderung in den Jahresintegralen zeigen (Abbildung 63). Auch in diesem Fall ist ein stärkerer Einfluß der veränderten Lebensbedingungen auf das heterotrophe System erkennbar.

In Tabelle 14 werden die Jahresintegrale der simulierten Produktion und Sedimentation aus den Modellexperimenten den empirisch ermittelten Raten und denen des Standardlaufes gegenüber gestellt. Dabei zeigt sich bei geringerer Bewölkung (Experiment 5) eine Erhöhung der Gesamt Produktion, die auch durch eine Zunahme der Regenerierten Produktion verursacht wird, was durch das f-ratio gezeigt wird. Die erhöhte Produktion wird durch eine vollständige Zehrung des Nitrats in der Deckschicht

ermöglicht, die durch bessere Lichtverhältnisse ein länger andauerndes Wachstum verursachen, was im Standardlauf nicht beobachtet werden konnte. Die Sedimentation erreicht eine jährliche Rate, die um mehr als ein Drittel über derjenigen des Standardlaufes liegt. Eine Erklärung kann mit den allgemein besseren Wachstumsbedingungen gegeben werden, die über eine Erhöhung der primär produzierten Biomasse und Sekundärproduktion des Zooplanktons zu einer vermehrten Detrituskonzentration führt. Eine sehr dichte Wolkenbedeckung hat dagegen eine relative Zunahme der Neuen Produktion sowie geringere Sedimentationsraten zur Folge. In beiden Fällen bleiben große Differenzen zu der empirisch ermittelten Sedimentationsrate bestehen.

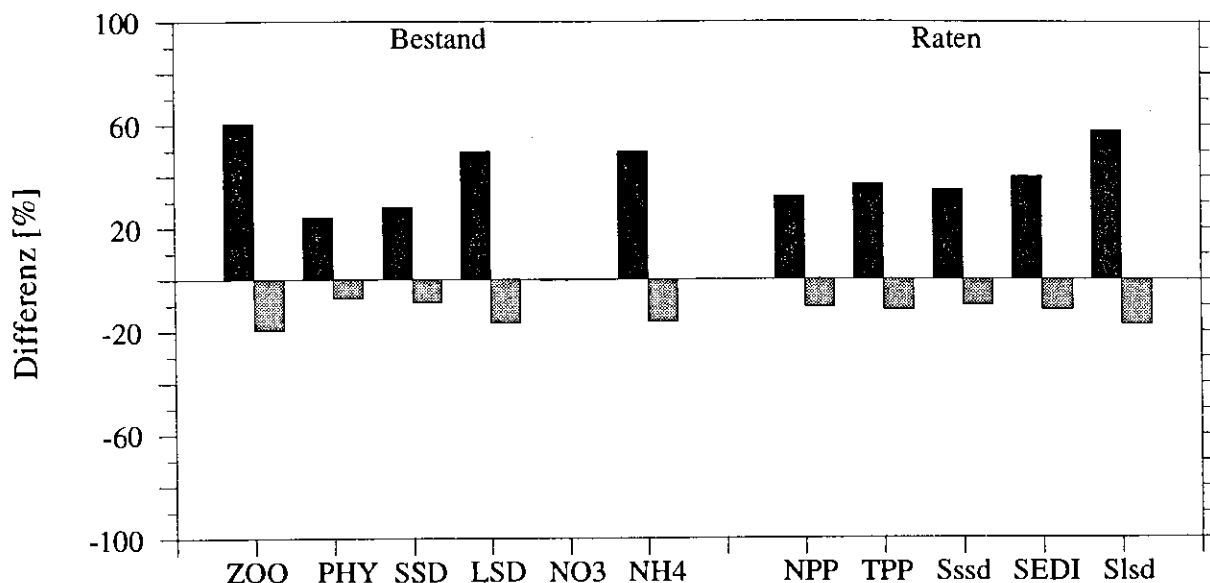


Abbildung 63: Relative Abweichungen der Jahresintegrale vom Standardlauf. ■ : verminderte Bewölkung (s. Text); ▨ : erhöhte Bewölkung (s. Text); (ZOO: Zooplankton, PHY: Phytoplankton, SSD: schnell sinkender Detritus, LSD: langsam sinkender Detritus, NO3: Nitrat, NH4: Ammonium, NPP: Neue Produktion, TPP: Gesamt Produktion, Sssd: SSD-Sedimentation, SEDI: Gesamt-Sedimentation, Slsd: LSD-Sedimentation)

Tabelle 14: Vergleich der simulierten jährlichen Produktion und Sedimentation. Experiment 5: Bewölkung = 1/10; Experiment 6: Bewölkung = 10/10

	Neue Produktion [mol N m ⁻² a ⁻¹]	Gesamt Produktion [g C m ⁻² a ⁻¹]	f-ratio	Sedimentation [g N m ⁻² a ⁻¹]
Experiment 5	0.670	65	0.82	2.10
Experiment 6	0.453	42	0.86	1.33
Standardlauf	0.507	48	0.84	1.50
Felddaten	0.512	90	0.45	0.40
Quelle der Felddaten	Koeve, 1992 ¹	Rey, 1981 ²	berechnet aus ¹ & ²	Bodungen et al., 1995

6.2.2 Photosynthese-Licht-Koeffizient

Der Photosynthese-Licht-Koeffizient α gibt an, wie effizient eine Phytoplanktonzelle angebotenes Licht nutzen kann. Ein hohes α weisen zum Beispiel Arten auf, die an geringe Lichtintensitäten adaptiert sind. Dies bedeutet, daß die Kompensationslichtintensität gegenüber dem Standardlauf verringert wurde. Dagegen verweist ein niedriges α auf Arten, die an hohe Lichtintensitäten adaptiert sind. Da dieser Wert für die einzelnen Arten täglichen und saisonalen Schwankungen unterliegt, ist er ein besonders kritischer Parameter. Die Sensitivitätsanalyse hat einen erheblichen Einfluß des α auf die Produktion ergeben. Nach Gleichung (5) ermöglicht eine Erhöhung von α die Produktion bei geringeren Lichtintensitäten und damit eine schnellere Aufnahme der, bei der Primärproduktion benötigten Elemente und Verbindungen. Die Abweichungen vom Standardlauf der in diesem Abschnitt durchgeführten, Experimente zeigen ein ähnliches Bild, wie es durch die unterschiedliche Bewölkung hervorgerufen wurde (Abbildung 64 und 65).

Erhöhung des Photosynthese-Licht-Koeffizienten

Eine Verdoppelung des α auf einen Wert von 0.05 und damit eine bessere Effizienz bei der Lichtnutzung führt schon früh in größeren Tiefen zu einer erhöhten Produktion und Phytoplanktonbiomasse, die ihrerseits ein besseres Zooplanktonwachstum und damit einen höheren Freßdruck ermöglicht. Der steigende Freßdruck einerseits und die frühere Entwicklung der Systemkompartimente im Vergleich zum Standardlauf andererseits kann für den starken Abfall der Phytoplankton- und der LSD-Konzentration gegenüber dem Standardlauf im Sommer verantwortlich gemacht werden (Abbildung 64). Im Herbst tritt bei ausreichenden Lichtverhältnissen erneut eine erhöhte Phytoplanktonpopulation auf, die die zu beobachtende Zehrung der gelösten Stickstoffkomponenten Nitrat und Ammonium verursacht. Die Sedimentation weist erhöhte Raten im Jahresgang auf. Der positive Effekt für das System wird wiederum durch die Jahresintegrale aller Kompartimente und Flüsse verdeutlicht (Abbildung 66). So führt eine Verdoppelung des α zu einer Steigerung der Primärproduktion um etwa 30 %, einer Erhöhung der Phytoplanktonbiomasse und der Sedimentation um jeweils etwa 16 % und der Zooplanktonbiomasse um etwa 75 %. Die Zooplanktonbiomasse zeigt damit über das Jahr eine sehr starke Erhöhung, die aber nicht in gleichem Maße in einer allgemeinen Bevorzugung des heterotrophen Systems resultiert, wie sie für die oben beschriebene Verbesserung des Lichtangebotes verursacht wird. Dies wird verdeutlicht durch die geringeren Steigerungen der Ammonium- und LSD-Konzentrationen. Durch die verbesserte Lichtnutzungs-Effizienz wird das autotrophe System in viel stärkerem Maße bevorzugt. Dieses kann mit dem verbesserten Produktions-Phytoplanktonbiomasse-Verhältnis (entspricht im Modell dem Produktions-Chlorophyll-Verhältnis = Assimilationszahl) erklärt werden, wie es sich im Vergleich der Abbildung 63 mit Abbildung 66 für die verminderte Bewölkung, bzw. das erhöhte α darstellt.

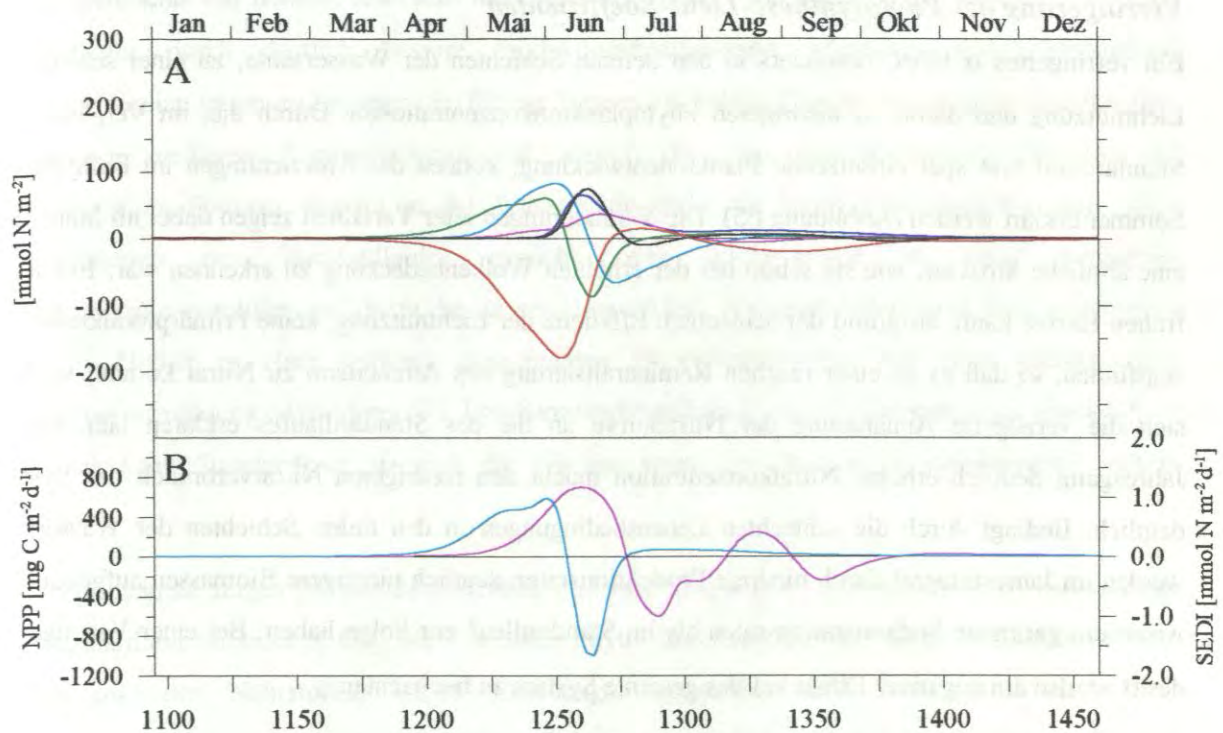


Abbildung 64: **Modellexperiment mit erhöhtem Photosynthese-Licht-Koeffizient ($\alpha = 0.05$)**. Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

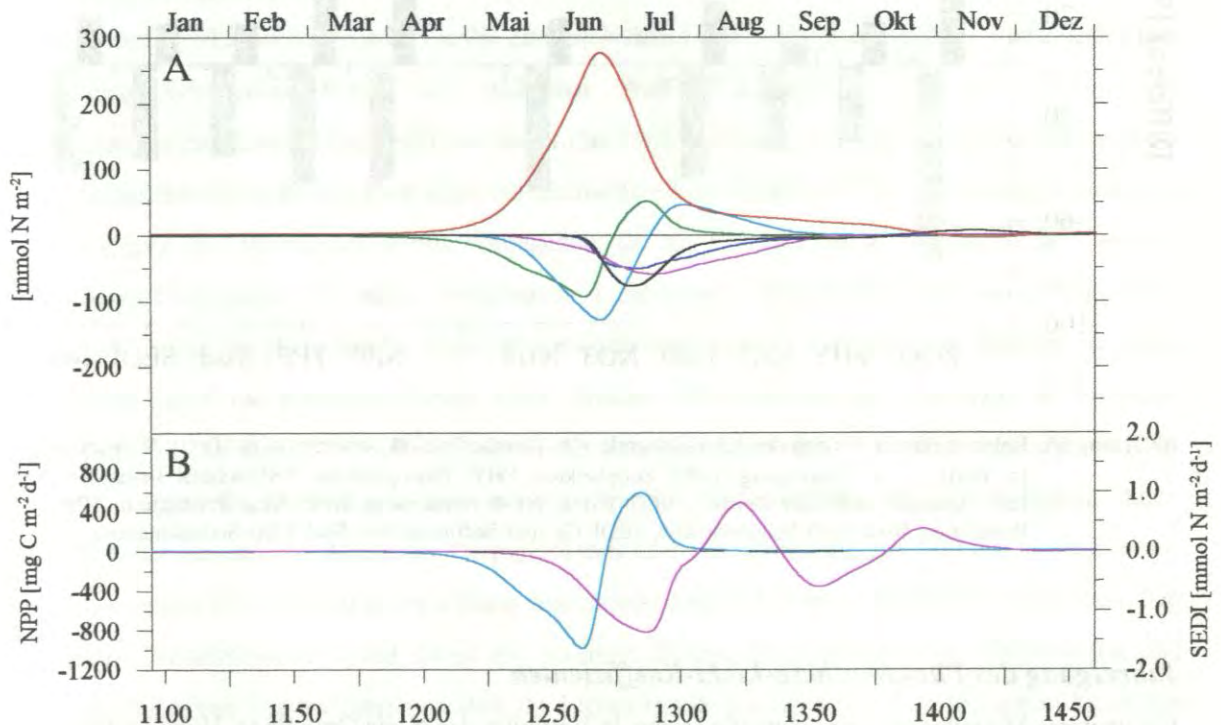


Abbildung 65: **Modellexperiment mit vermindertem Photosynthese-Licht-Koeffizient ($\alpha = 0.01$)**. Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

Verringerung des Photosynthese-Licht-Koeffizienten

Ein verringertes α führt, besonders in den tieferen Schichten der Wassersäule, zu einer schlechteren Lichtnutzung und damit zu niedrigeren Phytoplanktonkonzentrationen. Durch die, im Vergleich zum Standardlauf erst spät einsetzende Planktonentwicklung, können die Abweichungen im Frühjahr und Sommer erklärt werden (Abbildung 65). Die Veränderungen aller Variablen zeigen dabei im Jahresgang eine ähnliche Struktur, wie sie schon bei der erhöhten Wolkenbedeckung zu erkennen war. Bereits im frühen Herbst kann, aufgrund der schlechten Effizienz der Lichtnutzung, keine Primärproduktion mehr stattfinden, so daß es zu einer raschen Remineralisierung des Ammonium zu Nitrat kommt, wodurch sich die verzögerte Annäherung der Nitratkurve an die des Standardlaufes erklären läßt. Die im Jahresgang deutlich erhöhte Nitratkonzentration macht den niedrigeren Nitratverbrauch des Systems deutlich. Bedingt durch die schlechten Lebensbedingungen in den tiefen Schichten der Wassersäule werden im Jahresintegral durch niedrige Produktionsraten deutlich niedrigere Biomassen aufgebaut, die wiederum geringere Sedimentationsraten als im Standardlauf zur Folge haben. Bei einer Verringerung des α ist also ein negativer Effekt auf das gesamte System zu beobachten.

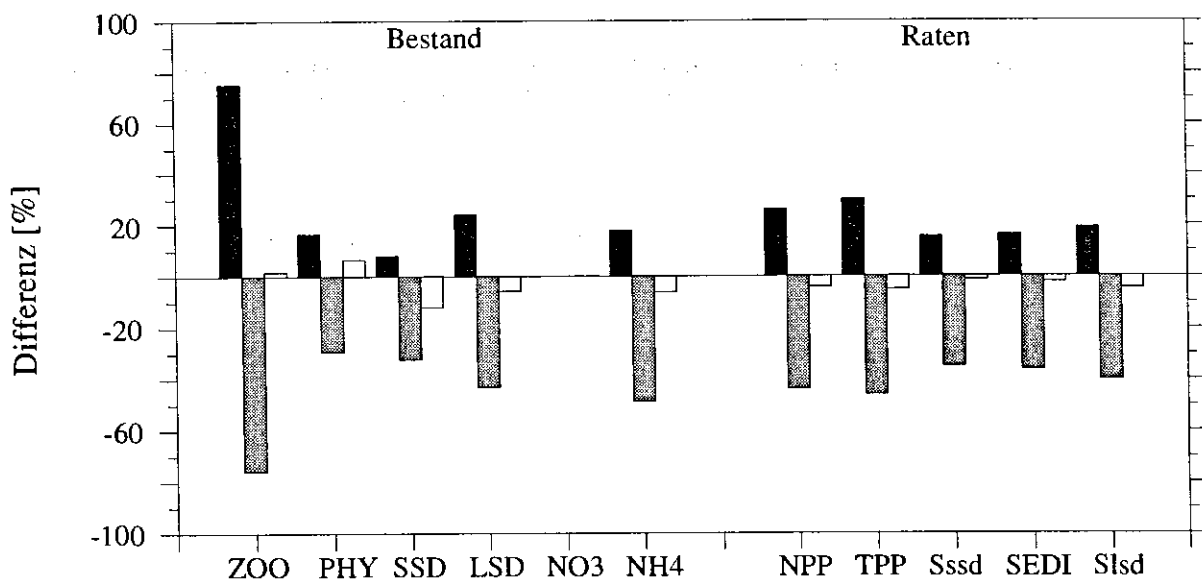


Abbildung 66: Relative Abweichungen der Jahresintegrale vom Standardlauf. ■ : erhöhtes α (s. Text); ■ : vermindertes α (s. Text); □ : α - Jahresgang (ZOO: Zooplankton, PHY: Phytoplankton, SSD: schnell sinkender Detritus, LSD: langsam sinkender Detritus, NO3: Nitrat, NH4: Ammonium, NPP: Neue Produktion, TPP: Gesamt Produktion, Sssd: SSD-Sedimentation, SEDI: Gesamt-Sedimentation, Slsd: LSD-Sedimentation)

Jahresgang des Photosynthese-Licht-Koeffizienten

Ein weiteres Modellexperiment hatte die saisonale Variation des α zur Grundlage. Hohe Lichtaffinitäten im Frühjahr, zur Zeit geringer Einstrahlung, wurden dabei von niedrigen Werten für α im Sommer abgelöst. Die Auswirkungen unterschiedlicher Werte für α im Jahresverlauf zeigen sich besonders in den Differenzen zum Standardlauf (Abbildung 67). Hier wird eine Kombination der oben beschriebenen

Modellexperimente mit hohem, bzw. sehr niedrigem α deutlich (vgl. Abbildung 64 und 65). Während das Frühjahr durch deutlich bessere Produktionsbedingungen gegenüber dem Standardlauf gekennzeichnet ist, treten im Sommer die, für ein System mit hohem Photosynthese-Licht-Koeffizienten beobachteten niedrigen Konzentrationen auf. Durch die sich verschlechternde Effizienz der Lichtnutzung im Sommer werden in der Wassersäule nicht die hohen Phytoplankton- und SSD-Konzentrationen des Standardlaufes erreicht, was infolgedessen zu einer geringeren Zooplanktonbiomasse führt und damit die Abweichung erklärt. Steigende Effizienzen der Lichtnutzung führen im Herbst zu einer schwach ausgeprägten Phytoplanktonblüte und einer nachfolgenden Zooplanktonvermehrung (Abbildung 67). Der Nitratverbrauch in diesem Experiment zeigt ähnlich hohe Werte wie beim Standardlauf, da sich die Flächen unter den Kurven in Abbildung 67 nahezu ausgleichen.

Die Jahresintegrale zeigen für alle dargestellten Variablen und Raten keine wesentlichen Unterschiede zum Standardlauf (Abbildung 66). Die Variablen Phyto- und Zooplankton weisen im Gegensatz zum Detritus und den Nährstoffen leichte Erhöhungen gegenüber dem Standardlauf auf. Diese Stickstoffverlagerung über ein Jahr betrachtet stellt keinen wesentlichen Vorteil für das System dar, was ebenfalls durch das, im Vergleich zum Standardlauf, verringerte Produktions-Chlorophyll-Verhältniss verdeutlicht wird.

6.2.3 1Watt-Lichtschwelle

Die Kompensations-Lichtintensität ist für die einzelnen Arten und Verbreitungsgebiete verschieden und erreicht eine Schwankungsbreite von mehreren Watt (Sakshaug & Slagstad, 1991). Die Parametrisierung der Stickstoffassimilation durch das Phytoplankton sieht für den Standardlauf diese explizite Lichtschwelle nicht vor. Eine implizite Lichtschwelle von etwa 0.5 W m^{-2} ist dagegen durch die Parametrisierung des Mortalitäts-Terms vorgegeben, da die Verluste durch Mortalität die Gewinne durch Nährstoffaufnahme ab einer bestimmten Lichtenergie übersteigen und demzufolge kein Nettozuwachs mehr möglich ist. In einem Modellexperiment wurde nun die sehr niedrige implizite Lichtschwelle durch die Parametrisierung einer direkten 1W-Lichtschwelle (Sakshaug & Slagstad, 1991) ersetzt. In Abbildung 68 sind wiederum die Abweichungen der Variablenkonzentrationen im Jahresgang dargestellt. Hier zeigen sich nur sehr geringe Unterschiede, die sich lediglich, durch anfänglich leicht verringerte Werte des Phytoplanktons und eine Erhöhung des Nitrats, in einer etwas später einsetzenden Phytoplanktonentwicklung ausdrücken. Dieser Effekt ist dadurch zu verstehen, daß die höchsten Produktionsraten und damit die höchsten Biomassezuwachsrate in Wassertiefen und Jahreszeiten mit hoher Einstrahlung auftreten, die Lichtschwelle jedoch in den licht-kritischen Bereichen der Wassersäule ihre Wirkung zeigt. Damit ist die Lichtschwelle im Sommer besonders für 'sub surface' Entwicklungen des Phytoplanktons im Modell von Bedeutung, die in ihrer Quantität gegenüber den Deckschichtpopulationen jedoch nur einen geringen Anteil haben.

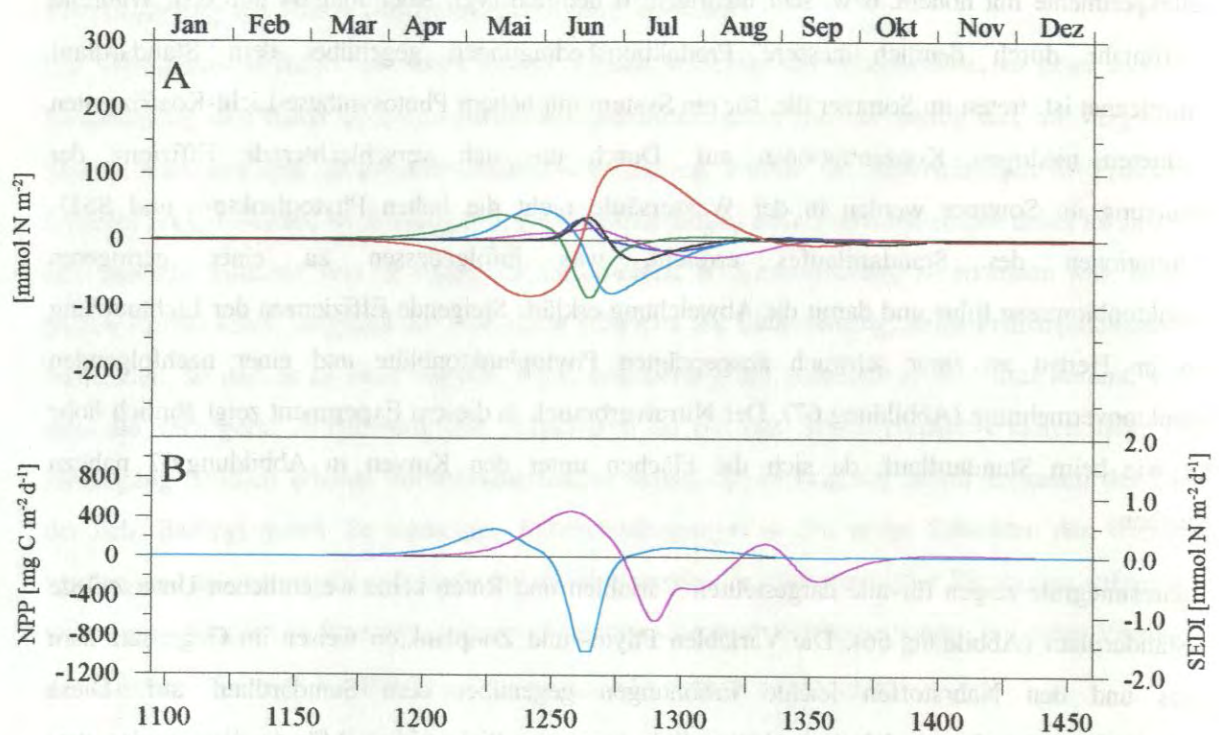


Abbildung 67: **Modellexperiment mit Jahresgang des Photosynthese-Licht-Koeffizienten.** Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

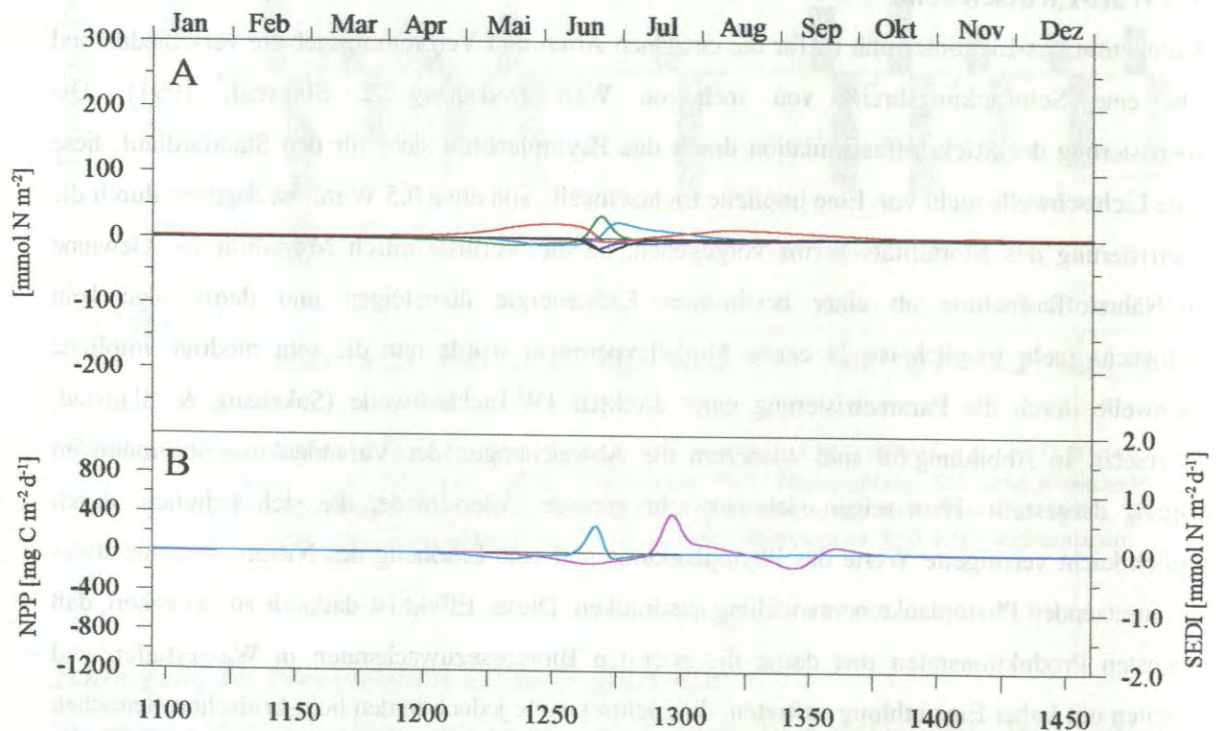


Abbildung 68: **Modellexperiment mit 1W-Lichtschwelle.** Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

Abbildung 69 zeigt wiederum die relativen Abweichungen der Jahresintegrale vom Standardlauf. Der Schwellenwert von 1 W m^{-2} führt zu etwas höheren Verlusten besonders der lebenden Stickstoffkompartimente im System sowie zu einer leichten Steigerung der SSD-Konzentration, die aber, aufgrund des niedrigeren LSD-Anteils, keine Steigerung der Gesamt-Sedimentation ermöglicht.

In Tabelle 15 sind wiederum die Produktions- und Sedimentationsraten der in diesem Abschnitt dargestellten Experimente zusammengefaßt. Auf eine bessere Nutzung des Lichtes durch das Phytoplankton (Experiment 7) reagiert das System mit einer Steigerung des Anteils der Regenerierten Produktion sowie einer erhöhten Sedimentationsrate ähnlich den Experimenten mit verbessertem Lichtangebot. Die bessere Nutzung des Lichtes führt allerdings dazu, daß das System ein höheres Niveau der absoluten Produktionsraten und Biomassen erreicht (vgl. Abbildung 66). Eine schlechtere Nutzung des Lichtes (Experiment 8) hat dagegen eine deutliche Steigerung des Anteils der Neuen Produktion an der Gesamt Produktion und eine starke Abnahme der Sedimentation zur Folge. Auch auf den Jahresgang des α (Experiment 9) und die 1 W - Lichtschwelle (Experiment 10), die beide eine Benachteiligung des autotrophen Systems zur Folge haben, reagiert das System, über ein Jahr betrachtet, mit einem höheren f-ratio. Die absoluten Werte der Produktionen und Sedimentation erreichen in den Experimenten 9 und 10 nahezu das Niveau des Standardlaufes, die Effekte der veränderten Modell-Bedingungen sind somit sehr gering.

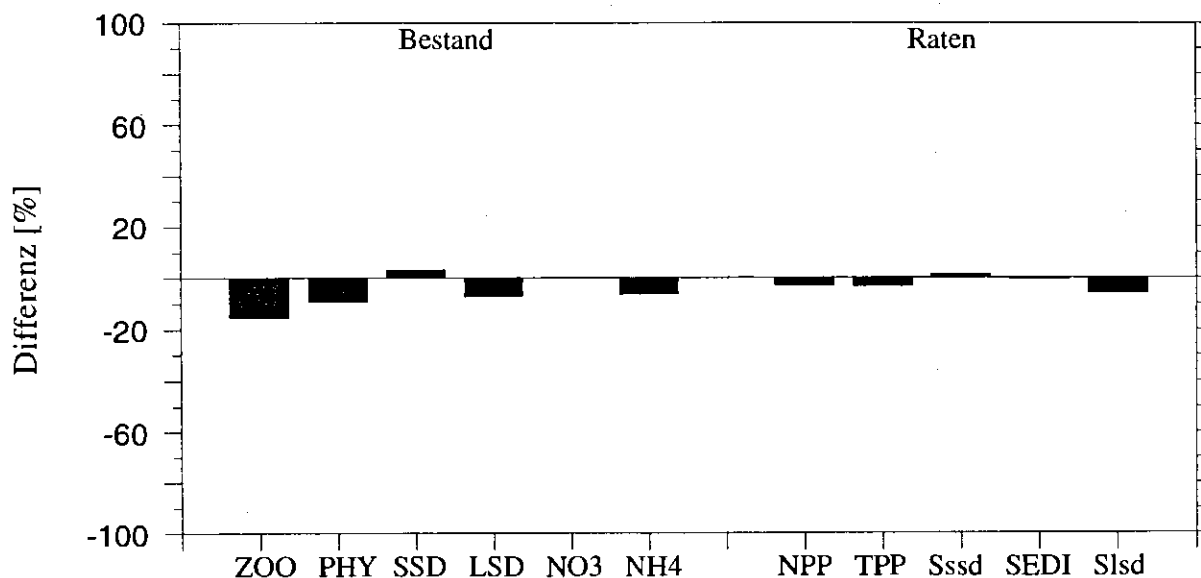


Abbildung 69: Relative Abweichungen der Jahresintegrale vom Standardlauf. ■ : Modellexperiment mit 1 W -Lichtschwelle (ZOO: Zooplankton, PHY: Phytoplankton, SSD: schnell sinkender Detritus, LSD: langsam sinkender Detritus, NO3: Nitrat, NH4: Ammonium, NPP: Neue Produktion, TPP: Gesamt Produktion, Sssd: SSD-Sedimentation, SEDI: Gesamt-Sedimentation, Slsd: LSD-Sedimentation)

Tabelle 15: Vergleich der simulierten jährlichen Produktion und Sedimentation mit Felddaten. Experiment 7: $\alpha = 0.05$; Experiment 8: $\alpha = 0.01$; Experiment 9: α - Jahresgang; Experiment 10: 1W-Lichtschwelle

	Neue Produktion [mol N m ⁻² a ⁻¹]	Gesamt Produktion [g C m ⁻² a ⁻¹]	f-ratio	Sedimentation [g N m ⁻² a ⁻¹]
Experiment 7	0.639	62	0.82	1.75
Experiment 8	0.285	26	0.87	0.95
Experiment 9	0.486	45	0.86	1.47
Experiment 10	0.492	46	0.85	1.50
Standardlauf	0.507	48	0.84	1.50
Felddaten	0.512	90	0.45	0.40
Quelle der Felddaten	Koeve, 1992 ¹	Rey, 1981 ²	berechnet aus ¹ & ²	Bodungen et al., 1995

Eine positive Korrelation des Lichtes mit der Produktion wurde in den Experimenten bestätigt. Eine höhere Lichtintensität, bzw. eine schnellere Reaktion des Phytoplanktons auf das angebotene Licht, führt neben einer allgemeinen Steigerung der Produktionsraten aber auch zu einer Verringerung des f-ratios und damit zu einer Erhöhung des relativen Anteils der Regenerierten an der Gesamt Produktion. Die Effekte auf das Phytoplanktonwachstum haben eine rasche Erhöhung des Zooplanktonbestandes und damit eine Zunahme des regenerierten Nährstoffes Ammonium zur Folge. Durch die erhöhte NH₄-Konzentration wird die Nitrataufnahme nachhaltig behindert und es kommt zu einer verstärkten Zehrung des Ammoniums, wodurch der erhöhte Anteil der Regenerierten Produktion zu erklären ist. Das gute Angebot an Nährstoffen und Licht führt darüber hinaus mittelbar und unmittelbar zu einer Erhöhung des Planktonbestandes und damit zu einer Steigerung der Mortalitätsrate, durch die der Detritusbestand vergrößert und die Sedimentationsrate erhöht wird. In diesen Experimenten kann auch das Konzept von Eppley & Peterson (1979) bestätigt werden. Dieses sieht, betrachtet für einen Zeitraum von mindestens einem Jahr, bei einer absoluten Steigerung der Neuen Produktion eine erhöhte Sedimentationsrate vor. Unterschiede der Systemstruktur und zeitlichen Entwicklung werden somit überwiegend durch veränderte Lichtbedingungen und physiologische Zustände des Phytoplanktons initiiert.

6.3 Zooplankton-Grazing

Wie die Sensitivitätsanalyse ergeben hat, wirken sich die Veränderungen aller Zooplanktonparameter relativ stark auf die Systementwicklung sowie einzelne Prozesse aus. Hierbei spielten besonders die Parameter der Zooplankton-Freßfunktion V_z (maximale Grazingrate) und k_{zo} (Halbsättigungskonstante) eine wichtige Rolle. In einer Reihe von Modellexperimenten kristallisierten sich deutliche Effekte mit entsprechenden Jahresgängen dieser Parameter heraus. Diese werden im folgenden dargestellt und diskutiert.

6.3.1 Halbsättigungskonstante

Die Halbsättigungskonstante K_{zo} ist ein Maß für die Affinität des Zooplanktons zur Futterkonzentration. Niedrigere Werte bewirken eine schnellere Aufnahme des Futters als hohe Werte (vgl. Gleichungen 11 bis 13). Der Wert von K_{zo} ist dabei für eine bestimmte Futterqualität konstant. Da im Jahresverlauf die Zusammensetzung des Futters variiert, wurde ein Modellexperiment mit unterschiedlichen Affinitäten des Zooplanktons auf das vorhandene Futter durchgeführt. Unter der Voraussetzung, daß das in BIOM parametrisierte Zooplankton eine höhere Affinität für das parametrisierte Phytoplankton als für den Detritus aufweist, wurde der Jahresgang von K_{zo} derart gewählt, daß niedrige Werte im Frühjahr, bei starker Phytoplanktonentwicklung, von hohen Werten zu Zeiten überwiegender Detritusproduktion abgelöst werden. Der Einfluß des Jahresganges für K_{zo} zeigt sich in allgemein niedrigeren Maximalkonzentrationen der partikulären Kompartimente. Diese werden verursacht durch den frühen Freßdruck des Zooplanktons, der zu einer frühen Dezimierung des Phytoplanktonbestandes führt. Damit wird gleichzeitig eine Zehrung des Nitrats verhindert, wie sie im Standardlauf beobachtet werden konnte. Aufgrund der schnellen Futterabnahme kann auch die Zooplanktonkonzentration die maximalen Werte des Standardlaufes nicht mehr erreichen. Die Jahresgänge der Differenzen in Abbildung 70 werden durch die komplexen Prozesse zwischen den Systemvariablen und deren zeitlicher Abfolge bestimmt. Ein starker Einfluß ist bei den jährlichen Werten der Sedimentation zu beobachten, die aufgrund der verstärkten Nahrungsaufnahme bei gleichzeitig geringerem Nahrungsangebot deutlich niedrigere Raten zeigt. Abbildung 74 veranschaulicht den insgesamt geringen Einfluß des k_{zo} -Jahresganges auf das System. Durch die angepaßten Affinitäten kommt es zu einer besseren Nutzung der Futterquellen durch das Zooplankton und damit zu einem negativen Effekt auf alle anderen Systemvariablen außer der LSD-Konzentration, die von der Freßrate abhängt.

6.3.2 Maximale Freßrate

V_z gibt die maximale Geschwindigkeit an, mit der das Futter vom Zooplankton aufgenommen werden kann. Diese Rate zeigt besonders für die verschiedenen Entwicklungs- und saisonalen Aktivitätsstadien des Zooplanktons individuelle Reaktionen und variiert ebenfalls mit der Futterqualität. Für eine Annäherung der Simulation an die unterschiedlichen Entwicklungsstadien wurde ein Modellexperiment mit einem Jahresgang der V_z durchgeführt. Desgleichen werden die Auswirkungen des Vertikal-

wanderungsverhalten des Zooplanktons mit dem Jahresgang indirekt parametrisiert, da mit einem gesteigerten V_z im Frühjahr der Abundanzeffekt der vertikal wandernden Copepoden implizit simuliert werden kann. Die Werte im Jahresgang wurden so gewählt, daß einer niedrigen V_z zur Zeit der Diapause im Winter, hohe Raten in den aktiven Lebensphasen des Zooplanktons während des Frühjahrs und frühen Sommers folgten. Mit beginnendem Abwandern des Zooplanktons in größere Tiefen im Sommer wurden wieder niedrigere Werte für V_z gewählt.

Die Ergebnisse dieses Modellexperiments zeigen noch stärkere Glättungen als das vorangegangene Experiment. Die niedrigen Freßraten im Herbst und Winter führen zu höheren Phytoplanktonkonzentrationen in diesen Jahreszeiten. Abbildung 71 zeigt, daß für die Frühjahrsphase in gewissem Maße auch eine parallele Entwicklung von Phytoplankton und Zooplankton möglich ist, wie sie typischerweise in der Norwegensee beobachtet werden kann. Höhere Detrituskonzentrationen in der zweiten Jahreshälfte haben eine länger andauernde Sedimentation zur Folge. Im direkten Vergleich der beiden Läufe (Abbildung 72) lassen sich diese Zustände nachvollziehen. Hohe Phytoplanktonkonzentrationen im Vergleich zum Standardlauf geben eine Erklärung für die sehr viel niedrigeren Nitratkonzentrationen im Jahresgang, die auch über den Winter hindurch gehalten werden. In Abbildung 74 ist die Reaktion des Modellsystems auf die Veränderung des Parameters V_z im Jahresintegral dargestellt. Hier wird noch einmal der Vorteil für das autotrophe System deutlich, der in einer starken Erhöhung aller Variablen und Raten resultiert, die direkt von der niedrigen Futteraufnahmegeschwindigkeit des Zooplanktons im Sommer beeinflusst werden. Höhere Phytoplanktonkonzentrationen im Jahresintegral führen dabei nicht zu einer adäquaten Erhöhung der Produktion, was mit der verbleibenden Phytoplanktonpopulation in lichtschwachen Zeiten erklärt werden kann. Der gestiegene relative Anteil der Regenerierten Produktion an der Gesamt Produktion kann nicht mit einer Erhöhung der Ammoniumkonzentration erklärt werden, sondern nur mit einer vermehrten Nutzung dieses Nährstoffes durch das Phytoplankton, das aufgrund fehlender Freßfeinde besonders im Herbst bessere Wachstumschancen vorfindet. Die Sedimentation erreicht durch die, im Vergleich zum Standardlauf, stark angestiegene Konzentration primär produzierter Biomasse eine starke Steigerung. Die hohen Freßraten im Frühjahr ermöglichen aufgrund ihrer kurzen Dauer keine Erhöhung der Zooplanktonkonzentration im Jahresintegral. Trotz deutlich niedrigerer Zooplanktonkonzentrationen ist jedoch eine enorme Steigerung der LSD-Sedimentation zu verzeichnen, die während der kurzen Phase sehr hoher Freßraten im Frühjahr ermöglicht wird.

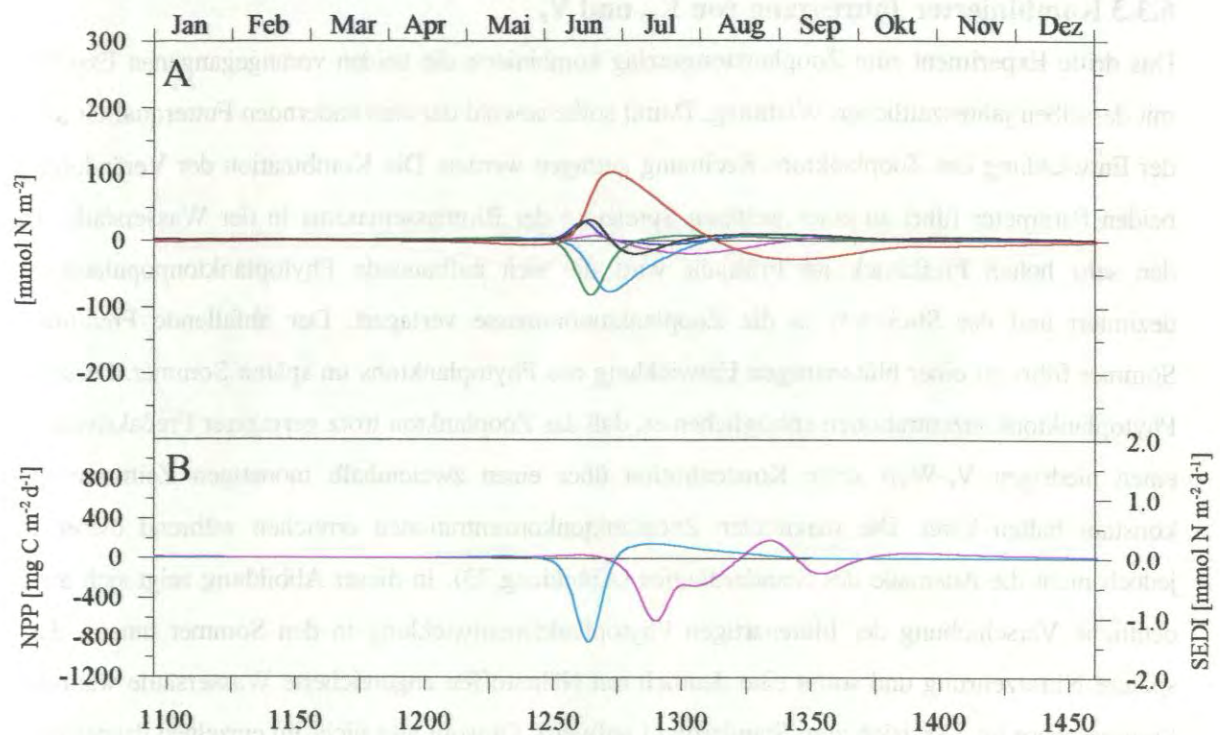


Abbildung 70: **Modellexperiment mit k_m -Jahresgang.** Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

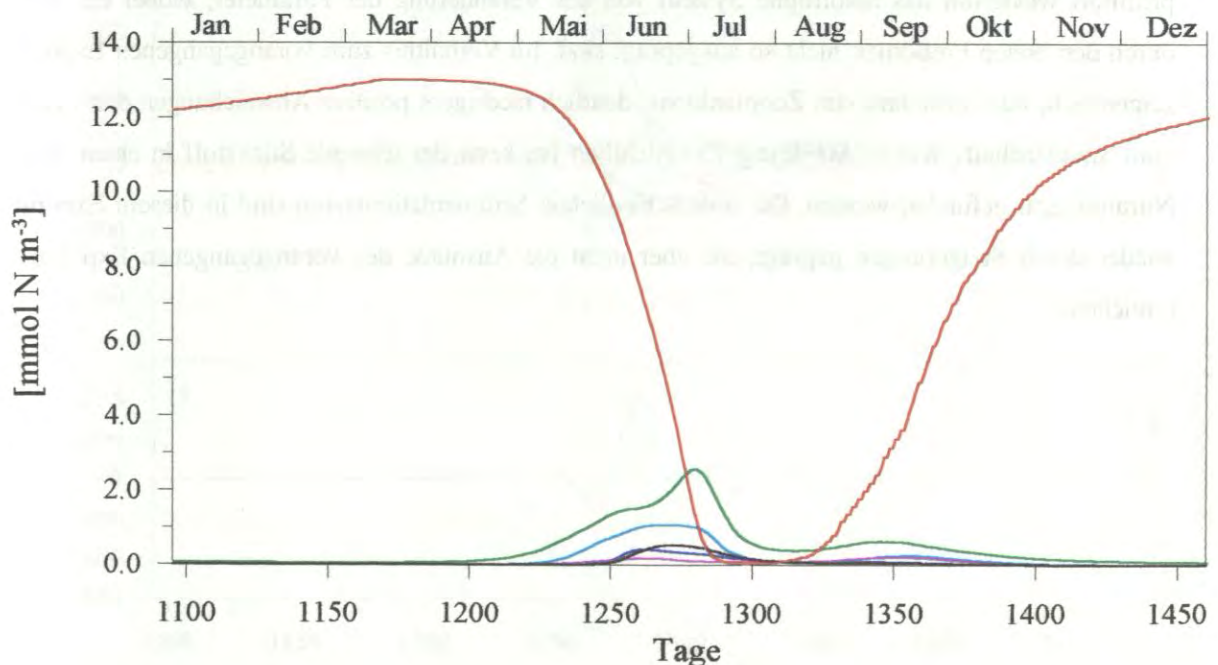


Abbildung 71: Jahresgänge der Ökosystemvariablen in der Deckschicht. **Modellexperiment mit einem Jahresgang der maximalen Freßrate des Zooplanktons** (—: Nitrat; —: Phytoplankton; —: Zooplankton; —: Detritus (SSD); —: Detritus (LSD); —: Ammonium)

6.3.3 Kombierter Jahresgang von K_m und V_z

Das dritte Experiment zum Zooplanktongrazing kombinierte die beiden vorangegangenen Experimente mit derselben jahreszeitlichen Wichtung. Damit sollte sowohl der sich ändernden Futterqualität als auch der Entwicklung des Zooplanktons Rechnung getragen werden. Die Kombination der Veränderung der beiden Parameter führt zu einer weiteren Spreizung der Biomassemaxima in der Wassersäule. Durch den sehr hohen Freßdruck im Frühjahr wird die sich aufbauende Phytoplanktonpopulation stark dezimiert und der Stickstoff in die Zooplanktonbiomasse verlagert. Der abfallende Freßdruck im Sommer führt zu einer blütenartigen Entwicklung des Phytoplanktons im späten Sommer. Diese hohen Phytoplanktonkonzentrationen ermöglichen es, daß das Zooplankton trotz geringerer Freßaktivität durch einen niedrigen V_z -Wert seine Konzentration über einen zweieinhalb monatigen Zeitraum nahezu konstant halten kann. Die maximalen Zooplanktonkonzentrationen erreichen während dieser Phase jedoch nicht die Ausmaße des Standardlaufes (Abbildung 73). In dieser Abbildung zeigt sich auch die deutliche Verschiebung der blütenartigen Phytoplanktonentwicklung in den Sommer hinein, die eine spätere Nitratzehrung und somit eine deutlich mit Nährstoffen angereicherte Wassersäule während der Sommerphase im Vergleich zum Standardlauf aufweist. Obwohl hier nicht im einzelnen dargestellt, soll darauf verwiesen werden, daß auch die Sedimentation diese Verschiebung der maximalen Raten in den frühen Herbst hinein zeigt. Der niedrigere Zooplanktonbestand und Freßdruck im späten Sommer führt nach dem Zusammenbruch der Blüte zu einer erneuten Zunahme des Phytoplanktonbestandes und einer Nitrat-Abreicherung der Wassersäule gegenüber dem Standardlauf. Wie Abbildung 74 verdeutlicht, profitiert wiederum das autotrophe System von der Veränderung der Parameter, wobei die Vorteile durch den hohen Freßdruck nicht so ausgeprägt sind. Im Verhältnis zum vorangegangenen Experiment zeigen sich, mit Ausnahme des Zooplanktons, deutlich niedrigere positive Abweichungen der Variablen vom Standardlauf. Wie in Abbildung 73 ersichtlich ist, kann der fehlende Stickstoff in einem höheren Nitratintegral gefunden werden. Die unterschiedlichen Sedimentationsraten sind in diesem Experiment wieder durch Steigerungen geprägt, die aber nicht die Ausmaße des vorangegangenen Experimentes erreichen.

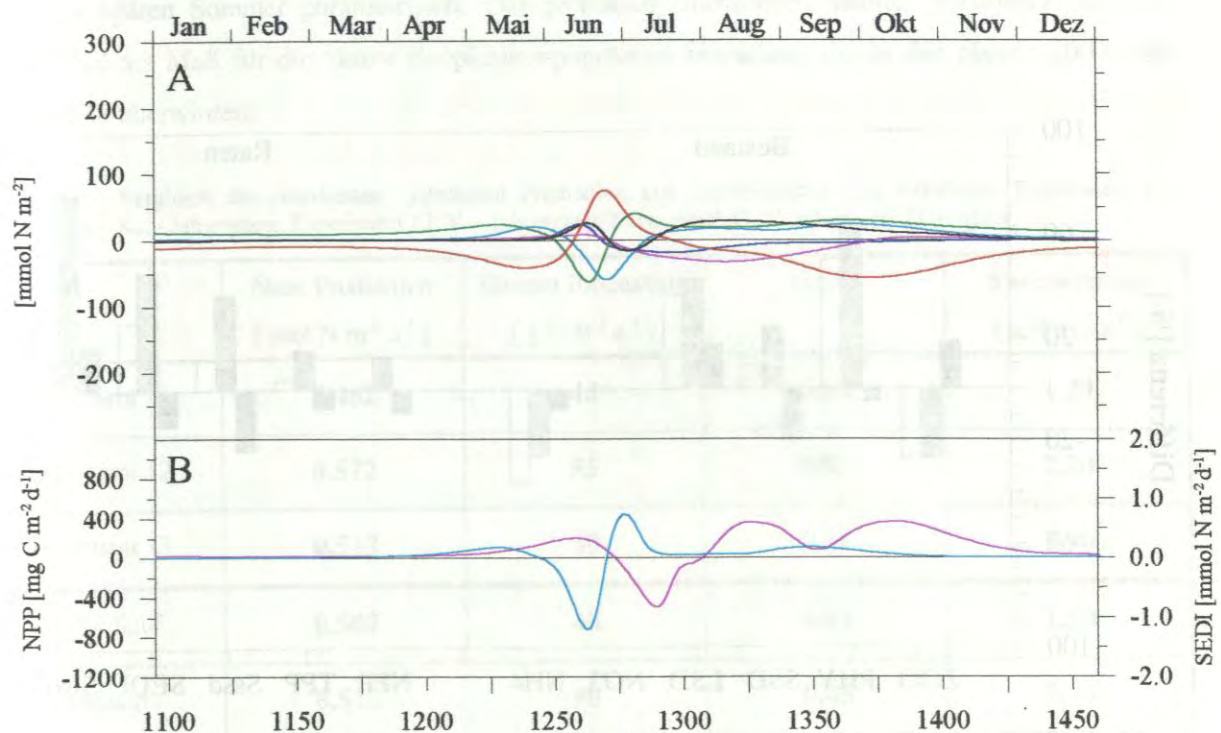


Abbildung 72: **Modellexperiment mit V_x -Jahresgang.** Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

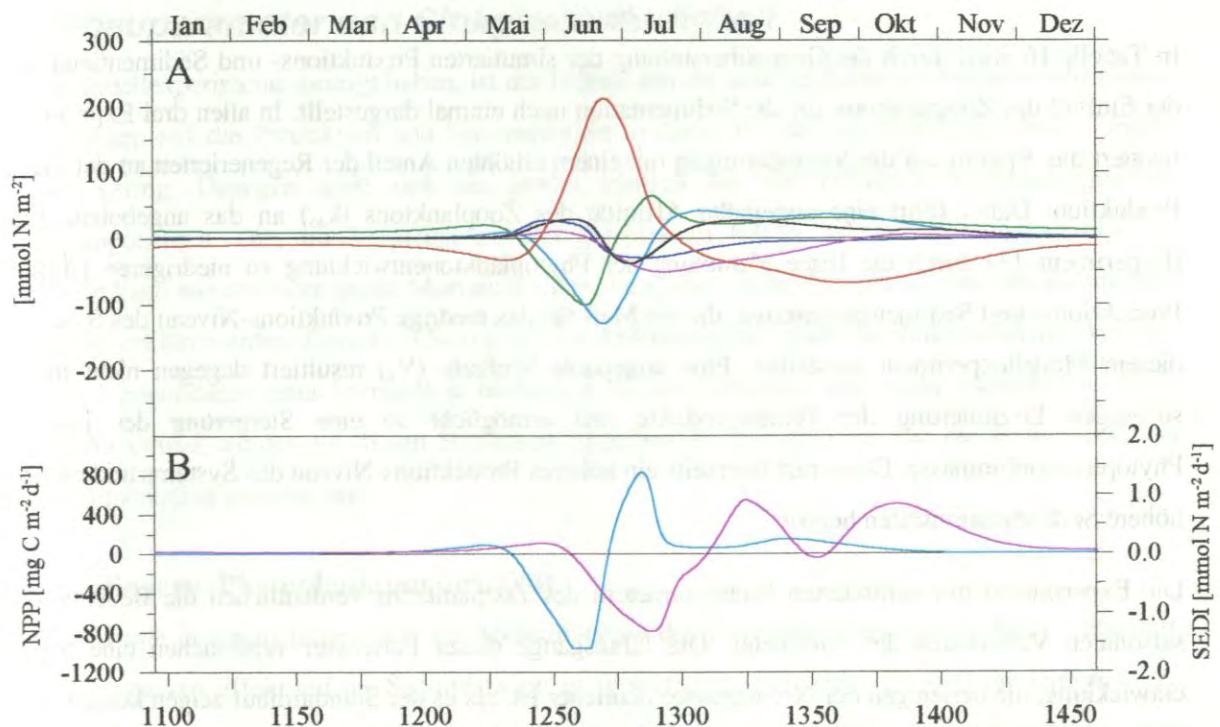


Abbildung 73: **Modellexperiment k_{zo} - und V_x -Jahresgang.** Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

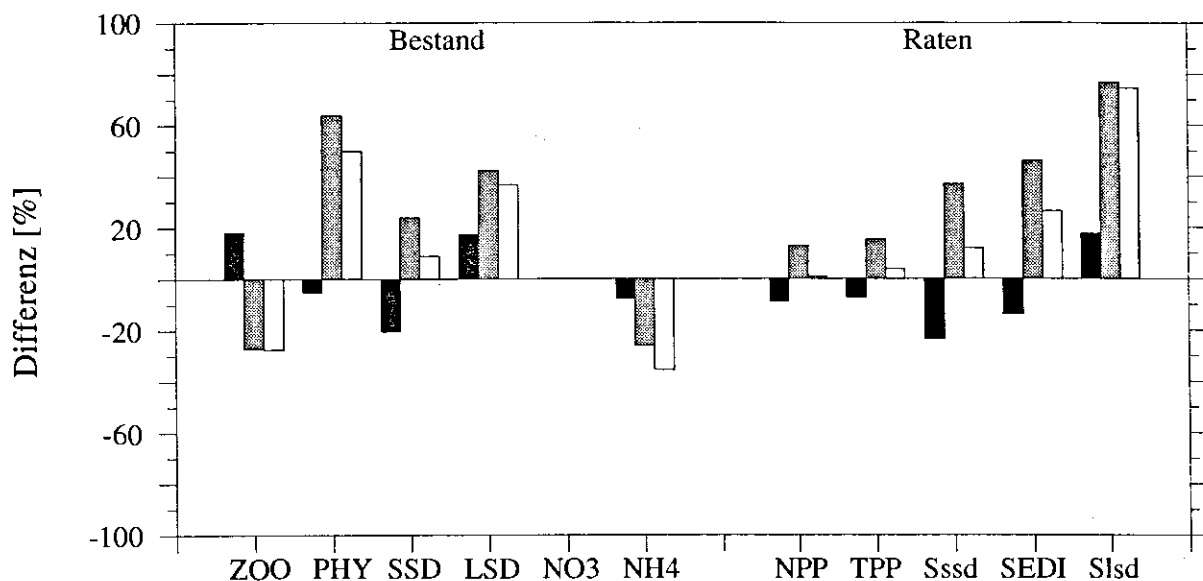


Abbildung 74: Relative Abweichungen der Jahresintegrale vom Standardlauf. ■ : K_{z00}-Jahresgang; ▨ : V_{z00} - Jahresgang; □ : K_{z0} - und V_z -Jahresgang (ZOO: Zooplankton, PHY: Phytoplankton, SSD: schnell sinkender Detritus, LSD: langsam sinkender Detritus, NO₃: Nitrat, NH₄: Ammonium, NPP: Neue Produktion, TPP: Gesamt Produktion, Sssd: SSD-Sedimentation, SEDI: Gesamt-Sedimentation, Slsd: LSD-Sedimentation)

In Tabelle 16 wird durch die Gegenüberstellung der simulierten Produktions- und Sedimentationsraten der Einfluß des Zooplanktons auf die Sedimentation noch einmal dargestellt. In allen drei Experimenten reagiert das System auf die Veränderungen mit einem erhöhten Anteil der Regenerierten an der Gesamt Produktion. Dabei führt eine angepaßte Affinität des Zooplanktons (k_{zo}) an das angebotene Futter (Experiment 11) durch die frühe Hemmung der Phytoplanktonentwicklung zu niedrigeren jährlichen Produktions- und Sedimentationsraten, die ein Maß für das niedrige Produktions-Niveau des Systems in diesem Modellexperiment darstellen. Eine angepaßte Freßrate (V_z) resultiert dagegen nicht in einer sofortigen Dezimierung der Primärprodukte und ermöglicht so eine Steigerung der jährlichen Phytoplanktonbiomasse. Diese ruft ihrerseits ein höheres Produktions-Niveau des Systems und erheblich höhere Sedimentationsraten hervor.

Die Experimente mit veränderten Freßparametern des Zooplanktons verdeutlichen die Bedeutung der saisonalen Variationen der Parameter. Die Jahresgänge dieser Parameter verursachen eine Systementwicklung, die derjenigen der Norwegensee ähnlicher ist, als es der Standardlauf zeigen konnte, da ein gleichzeitiges Auftreten mittlerer Phytoplankton- und Zooplanktonkonzentrationen sowie eine parallele Entwicklung dieser beiden Variablen ermöglicht wird. Für diese Entwicklungsmuster kommt der variierten maximalen Freßrate eine weitaus größere Bedeutung zu, als der angepaßten Futter-Affinität des Zooplanktons, da sie indirekt auch ein 'Ansteigen' der Freßfeinde im Frühjahr sowie ein Abwandern

bereits im späten Sommer parametrisiert. Der permanent vorhandene niedrige Freßdruck auch im Winter wird als Maß für die aktive Zooplanktonpopulation betrachtet, die in den oberen 200 m der Wassersäule überwintert.

Tabelle 16: Vergleich der simulierten jährlichen Produktion und Sedimentation mit Felddaten. Experiment 11: K_{zo} - Jahresgang; Experiment 12: V_z - Jahresgang; Experiment 13: Kombiniertes Jahresgang

	Neue Produktion [mol N m ⁻² a ⁻¹]	Gesamt Produktion [g C m ⁻² a ⁻¹]	f-ratio	Sedimentation [g N m ⁻² a ⁻¹]
Experiment 11	0.462	44	0.84	1.29
Experiment 12	0.572	55	0.83	2.20
Experiment 13	0.512	50	0.81	1.90
Standardlauf	0.507	48	0.84	1.50
Felddaten	0.512	90	0.45	0.40
Quelle der Felddaten	Koeve, 1992 ¹	Rey, 1981 ²	berechnet aus ¹ & ²	Bodungen et al., 1995

6.4 Abbauparameter und Sinkgeschwindigkeit

Wie die Modellexperimente gezeigt haben, ist der Effekt, den die unterschiedlichen bisher beschriebenen Veränderungen auf die Produktion und Sedimentation ausüben, für die Jahresintegrale dieser Größen nur sehr gering. Dagegen zeigt sich ein großer Einfluß auf die zeitlichen Veränderungen der Systemkomponenten. Die, im Vergleich zu den gemessenen Raten, sehr hohe Sedimentation der Modellläufe kann nur durch zu große Mortalitätsraten, bzw. eine starke Unterschätzung der Abbauraten des Detritus erklärt werden. Gerade in Bezug auf die Abbauprozesse spielt die Sinkgeschwindigkeit und damit die Verweildauer eines Partikels in biologisch aktiven Schichten eine nicht unerhebliche Rolle. Aus diesem Grund wurden zu diesen Prozessen Experimente durchgeführt, die die Problematik der hohen Sedimentation untersuchen.

6.4.1 Verringerte Phytoplanktonmortalität

Zunächst wurde in einem Experiment die Mortalitätsrate des Phytoplanktons auf die Hälfte reduziert, um einen negativen Effekt auf die Sedimentation zu provozieren. Abbildung 76 zeigt die Differenz der vertikalen Integrale vom Standardlauf im Jahresgang. Die verminderte Phytoplanktonmortalität führt dabei zu deutlich höheren Konzentrationen der partikulären Kompartimente im Frühjahr sowie sehr viel niedrigeren Nitratkonzentrationen in der Wassersäule. Von den partikulären Kompartimenten weist nur der schnell sinkende Detritus niedrigere Konzentrationen für die meiste Zeit des Jahres auf, was einen leichten negativen Einfluß auf die Sedimentation ausübt, da diese überwiegend durch diese Variable

bestimmt wird. Im Vergleich mit Abbildung 79 läßt sich diese Tatsache verdeutlichen. Hier zeigt sich neben der starken Erhöhung der partikulären Kompartimente im Jahresintegral gleichfalls eine höhere Ammoniumkonzentration, die auf ein gut funktionierendes Recycling in der Wassersäule schließen läßt. Wie in Tabelle 17 verdeutlicht wird, sind bei höherer Produktion und Biomasse gleichzeitig niedrigere Sedimentationsraten zu beobachten. Dabei zeigt sich, daß eine verringerte Phytoplanktonmortalität nur einen relativ geringen Einfluß auf die jährliche Sedimentationsrate hervorruft.

6.4.2 Erhöhung des Detritusabbaus

Parameter, die einen direkten Einfluß auf die Sedimentation haben, sind in BIOM der Abbau des SSD sowie des LSD zu NH_4 . Eine Erhöhung dieser Parameter verringert den Anteil der Biomasse, die in größere Tiefen sedimentieren kann. Abbildung 75 zeigt den Jahresgang der Sedimentation in 500 m Tiefe bei 5-6 fach höherem Detritusabbau. Wie der Vergleich mit den Felddaten zeigt, ergibt sich eine relativ gute Übereinstimmung der simulierten Quantitäten mit den Felddaten im Frühjahr und Sommer. Abbildung 77 zeigt dagegen die Veränderungen der vertikalen Integrale bezüglich des Standardlaufes. Hier ist nur ein sehr geringer Einfluß der erhöhten Abbaurate auf das System festzustellen. Eine Erklärung für die Vorgänge und Verschiebungen des Stickstoffs in die parametrisierten Modellkomponenten kann mit Hilfe der, in Abbildung 79, dargestellten relativen Veränderungen der Biomassen im Vergleich zum Standardlauf gegeben werden. Einen Effekt kann man in dieser Abbildung

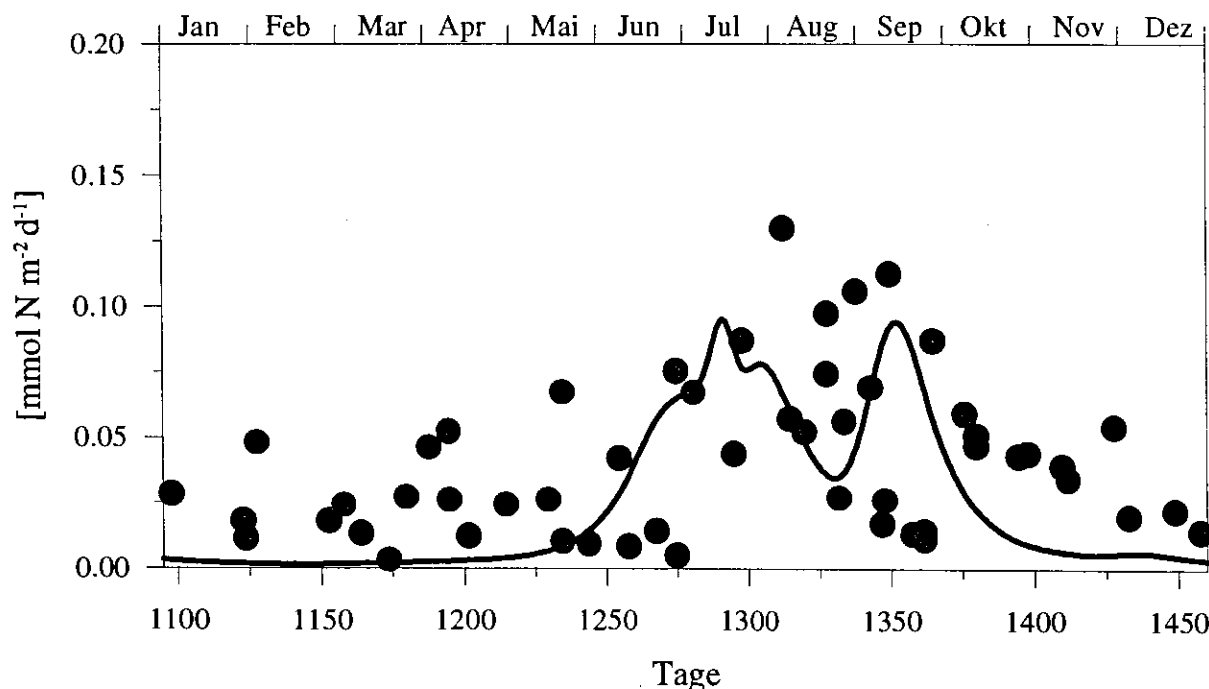


Abbildung 75: Jahresgang der Sedimentation in 500 m.. • : Felddaten, — : Modellexperiment mit erhöhtem Detritusabbau

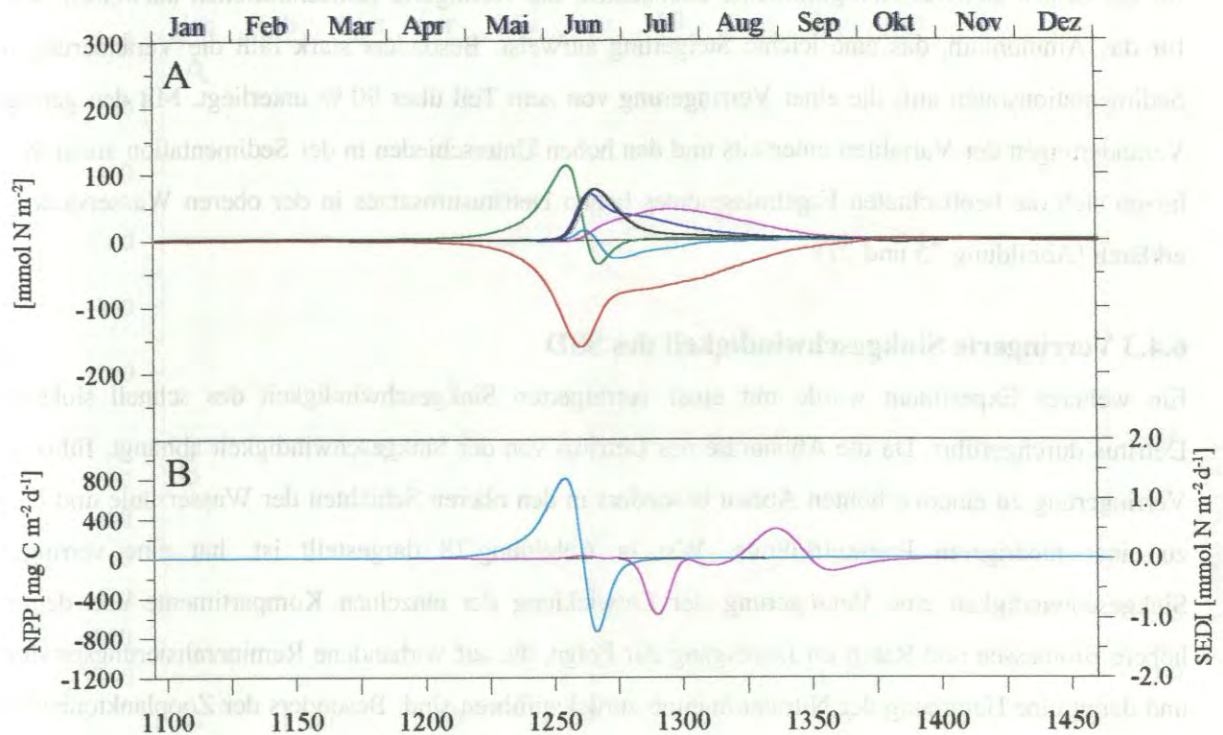


Abbildung 76: **Modellexperiment vermindelter Phytoplanktonmortalität ($\mu_p = 0.01$)**. Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

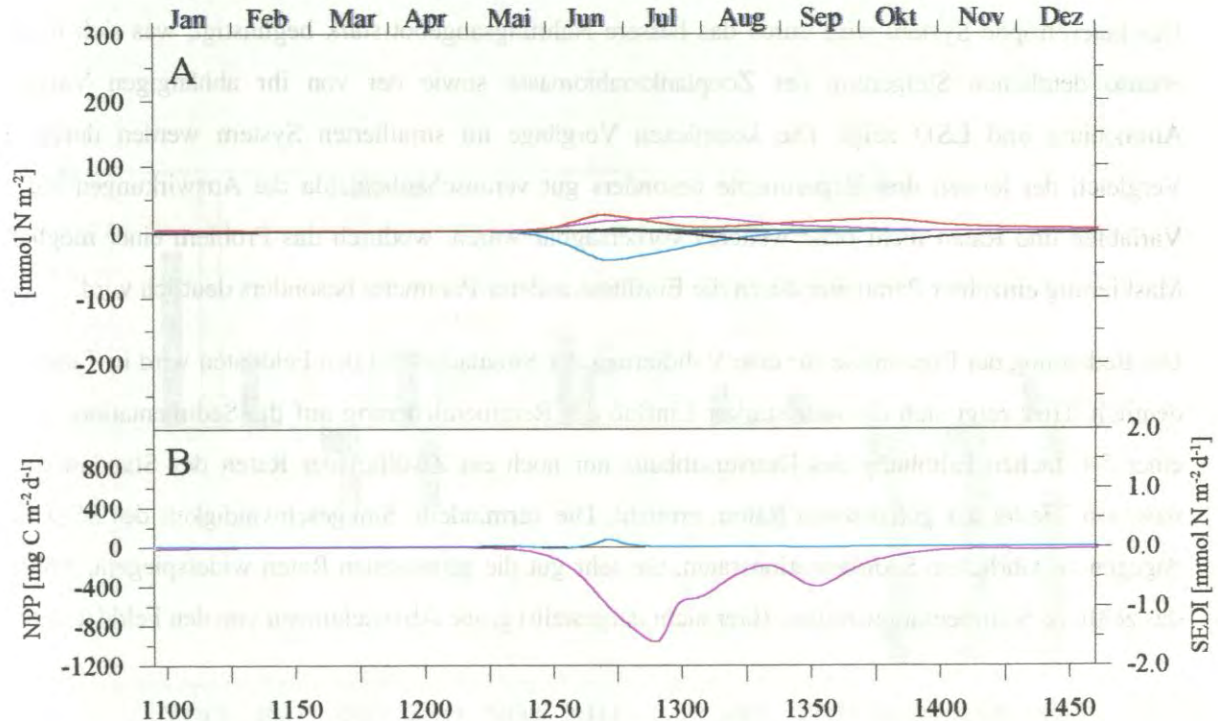


Abbildung 77: **Modellexperiment mit erhöhtem Detritusabbau ($\mu_{d1} = 0.3$, $\mu_{d2} = 0.05$)**. Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

für die beiden Detritus-Kompartimente beobachten, die verringerte Konzentrationen aufweisen, sowie für das Ammonium, das eine leichte Steigerung aufweist. Besonders stark fällt die Veränderung der Sedimentationsraten auf, die einer Verringerung von zum Teil über 90 % unterliegt. Mit den geringen Veränderungen der Variablen einerseits und den hohen Unterschieden in der Sedimentation andererseits lassen sich die beobachteten Ergebnisse eines hohen Detritusumsatzes in der oberen Wassersäule gut erklären (Abbildung 75 und 77).

6.4.3 Verringerte Sinkgeschwindigkeit des SSD

Ein weiteres Experiment wurde mit einer verringerten Sinkgeschwindigkeit des schnell sinkenden Detritus durchgeführt. Da die Abbaurate des Detritus von der Sinkgeschwindigkeit abhängt, führt eine Verringerung zu einem erhöhten Abbau besonders in den oberen Schichten der Wassersäule und damit zu einer niedrigeren Partikelflußrate. Wie in Abbildung 78 dargestellt ist, hat eine verringerte Sinkgeschwindigkeit eine Verzögerung der Entwicklung der einzelnen Kompartimente und deutlich höhere Biomassen und Raten im Jahresgang zur Folge, die auf vorhandene Remineralisierungsprodukte und damit eine Hemmung der Nitrataufnahme zurückzuführen sind. Besonders der Zooplanktonbestand kann sich, aufgrund des guten Futterangebotes, bis weit in den Herbst hinein auf einem, im Vergleich zum Standardlauf, relativ hohen Niveau halten.

Wie Abbildung 79 zeigt, hat eine Reduzierung der Sinkgeschwindigkeit außerdem einen deutlichen Effekt auf die Sedimentation des SSD, die um über 90 % niedrigere Werte als im Standardlauf erreicht. Das heterotrophe System wird durch das bessere Nahrungsangebot stark begünstigt, was sich in einer ebenso deutlichen Steigerung der Zooplanktonbiomasse sowie der von ihr abhängigen Variablen Ammonium und LSD zeigt. Die komplexen Vorgänge im simulierten System werden durch den Vergleich der letzten drei Experimente besonders gut veranschaulicht, da die Auswirkungen auf die Variablen und Raten nicht ohne weiteres vorhersagbar waren, wodurch das Problem einer möglichen Maskierung einzelner Parameter durch die Einflüsse anderer Parameter besonders deutlich wird.

Die Bedeutung der Ergebnisse für eine Validierung der Simulation mit den Felddaten wird in Tabelle 17 deutlich. Hier zeigt sich ein sehr starker Einfluß der Remineralisierung auf die Sedimentation, die bei einer 5-6 fachen Erhöhung des Detritusabbaus nur noch ein Zwölftel der Raten des Standardlaufes, bzw. ein Viertel der gemessenen Raten, erreicht. Die verminderte Sinkgeschwindigkeit des SSD führt dagegen zu jährlichen Sedimentationsraten, die sehr gut die gemessenen Raten widerspiegeln, während das zeitliche Sedimentationsmuster (hier nicht dargestellt) große Abweichungen von den Felddaten zeigt.

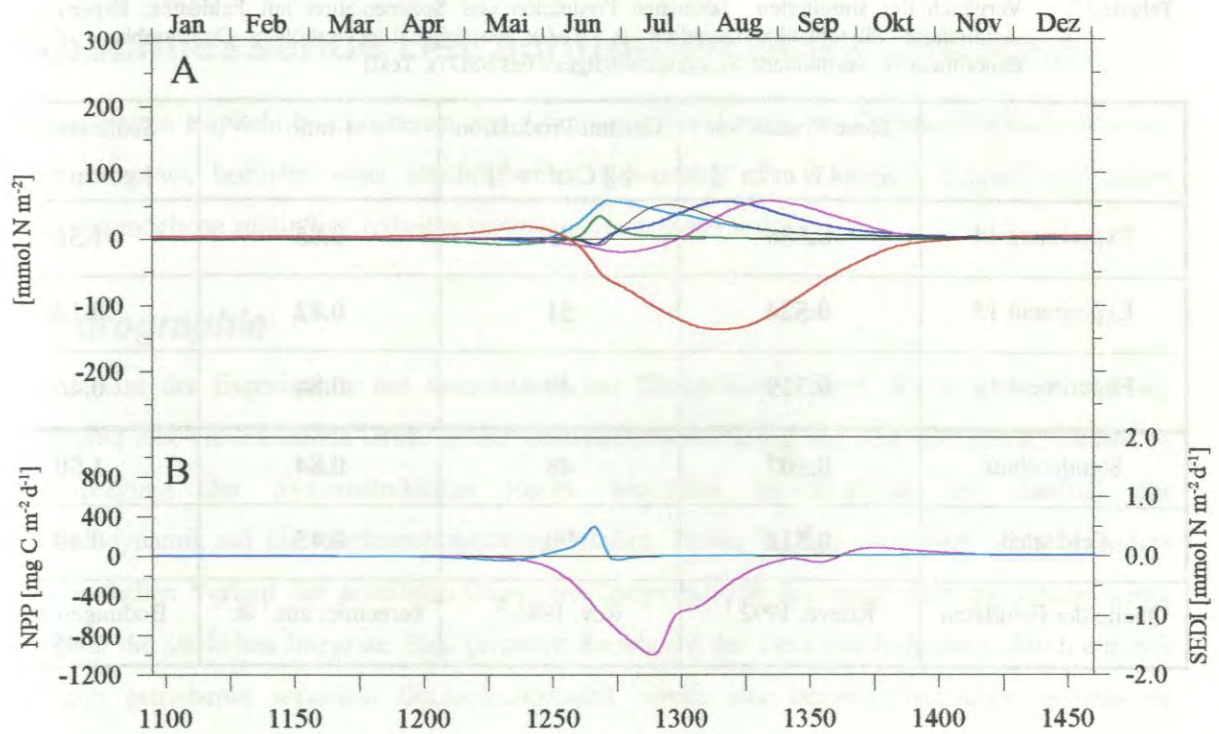


Abbildung 78: **Modellexperiment mit verringerter Sinkgeschwindigkeit des SSD ($w_{d1} = 1$).** Jahresgänge der integrierten Ökosystemvariablen (A) sowie der Neuen Produktion (NPP) und Sedimentation (SEDI) in 500 m (B). Absolute Veränderungen im Vergleich zum Standardlauf. (A: —: Nitrat, —: Phytoplankton, —: Zooplankton, —: Detritus (SSD), —: Detritus (LSD), —: Ammonium; B: —: Neue Produktion, —: Sedimentation)

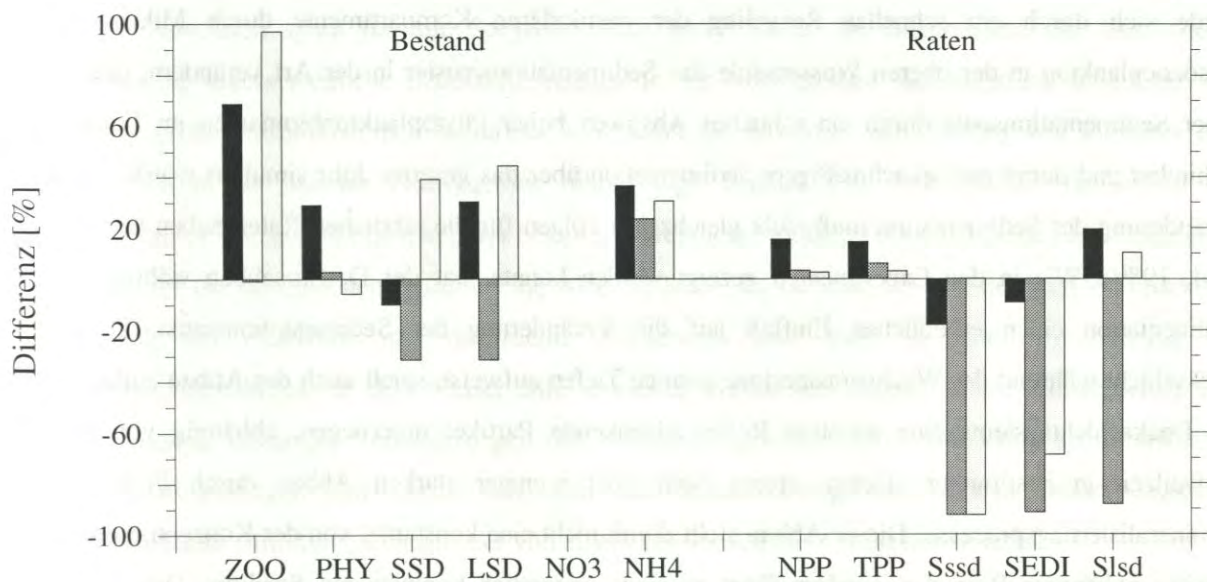


Abbildung 79: Relative Abweichungen der Jahresintegrale vom Standardlauf. ■ : verringerte Phytoplanktonmortalität (s. Text); ▨ : erhöhter Detritusabbau; □ : verringerte Sinkgeschwindigkeit des SSD (s. Text) (ZOO: Zooplankton, PHY: Phytoplankton, SSD: schnell sinkender Detritus, LSD: langsam sinkender Detritus, NO3: Nitrat, NH4: Ammonium, NPP: Neue Produktion, TPP: Gesamt Produktion, Sssd: SSD-Sedimentation, SEDI: Gesamt-Sedimentation, Slsd: LSD-Sedimentation)

Tabelle 17: Vergleich der simulierten jährlichen Produktion und Sedimentation mit Felddaten. Experiment 14: verminderte Phytoplanktonmortalität (s. Text); Experiment 15: erhöhter Detritusabbau (s. Text); Experiment 16: verminderte Sinkgeschwindigkeit des SSD (s. Text)

	Neue Produktion [mol N m ⁻² a ⁻¹]	Gesamt Produktion [g C m ⁻² a ⁻¹]	f-ratio	Sedimentation [g N m ⁻² a ⁻¹]
Experiment 14	0.586	55	0.85	1.36
Experiment 15	0.524	51	0.82	0.12
Experiment 16	0.519	49	0.84	0.46
Standardlauf	0.507	48	0.84	1.50
Felddaten	0.512	90	0.45	0.40
Quelle der Felddaten	Koeve, 1992 ¹	Rey, 1981 ²	berechnet aus ¹ & ²	Bodungen et al., 1995

Der Abbau der partikulären Biomasse im System spielt eine wichtige Rolle für die Produktion und Sedimentation. Die Unterschätzung der Regenerierten Produktion konnte jedoch in den durchgeführten Modellexperimenten nicht verbessert werden. Hier zeigt sich ein Defizit des Modells, das mit seiner einfachen Parametrisierung der Nahrungskette die Remineralisierung in der Deckschicht während der Wachstumsperiode des Planktons nicht simulieren kann. Der mehrmalige Umsatz des Stickstoffs durch Bakterien und heterotrophes Mikroplankton in der durchmischten Schicht würde bei gleichbleibend niedriger Biomasse ein wesentlich höheres Produktionsniveau des Systems hervorrufen. Außerdem würde sich durch ein schnelles Recycling der partikulären Kompartimente durch Mikro- und Mesozooplankton in der oberen Wassersäule das Sedimentationsmuster in der Art verändern, daß ein hoher Sedimentationspuls durch ein schnelles Absinken hoher Phytoplanktonbiomassen im Frühjahr verhindert und damit eine gleichmäßigere Sedimentation über das gesamte Jahr simuliert würde. Diese Veränderung der Sedimentation muß nicht gleichzeitig Folgen für die jährlichen Raten haben (Bruland et al, 1989). Wie in den Experimenten gezeigt werden konnte, hat der Detritusabbau während der Sedimentation einen erheblichen Einfluß auf die Veränderung der Sedimentationsraten. Da die Deckschicht während der Wachstumsperiode geringe Tiefen aufweist, spielt auch der Abbau außerhalb des Deckschichtsystems eine wichtige Rolle. Absinkende Partikel unterliegen, abhängig von ihrer Verweilzeit in bestimmten Tiefen, einem mehr oder weniger starken Abbau durch Freß- und Remineralisierungsprozesse. Dieser Abbau stellt damit nicht eine konstante, von der Konzentration des Detritus abhängige Rate dar, sondern führt zu einer wesentlich komplexeren Struktur. Dies konnte durch das letzte Experiment gezeigt werden, das einerseits die Auswirkung des Abbaus auf die Sedimentation deutlich machte, andererseits eine Dominanz durch das heterotrophe Systems aufzeigte.

7. Abschliessende Betrachtungen und Ausblicke

Die in den letzten Kapiteln beschriebenen und diskutierten Ergebnisse der Modellentwicklung und der Modellexperimente, bedürfen einer abschließenden Bewertung, die in diesem Kapitel mit einem Ausblick auf mögliche zukünftige Arbeiten vorgenommen werden soll.

7.1 Hydrographie

Die Ergebnisse der Experimente mit unterschiedlicher Deckschichtdynamik haben gezeigt, daß die Hydrographie eine entscheidende Größe in der Ökosystemmodellierung darstellt. Die große Varianz in der Ausprägung der Systemstrukturen macht besonders im Frühjahr den Einfluß der Deckschichtdynamik auf die Planktonentwicklung deutlich. Dieser Einfluß wirkt sich dabei besonders auf den zeitlichen Verlauf der jeweiligen Ökosystemkompartimente aus, zeigt aber nur relativ wenig Wirkung für die jährlichen Integrale. Eine genauere Simulation der Deckschichtdynamik durch ein, mit Wetterdaten getriebenes separates Deckschichtmodell, würde eine bessere Simulation gemessener Szenarien ermöglichen und dadurch Erklärungen für gemessene spezifische Ereignisse im Rezenten liefern können. Im gleichen Maße bietet sie die Möglichkeit, in ereignis-orientierten Modellexperimenten die Auswirkungen von speziellen hydrographischen Bedingungen auf das System zu untersuchen. Die Auswirkung auf die jährlichen Raten dürfte in diesem Fall wiederum relativ gering sein. Eine derart simulierte Deckschichtdynamik kann aufgrund ihrer speziellen Form aber nicht für die Simulation allgemeiner Abläufe und Prozesse im Ökosystem über mehrere Jahre verwendet werden, so daß sich als geeignetste Form der Deckschichtdynamik der in BIOM verwendete mittlere Jahresgang anbietet.

Laterale Advektion spielt für alle Seegebiete eine große Rolle, die entsprechend der bearbeiteten Fragestellung unterschiedliche Bedeutung erlangt. In der Norwegensee, die aufgrund ihrer Lage von mehreren großen Stromsystemen beeinflusst wird, kann die Advektion zum Eintrag von Biomasse und Nährstoffen in die zentrale Norwegensee führen (vgl. Kapitel 2.5). Mesoskalige Variabilität der Wassermassen, die sich in Form von Wirbeln mit Durchmessern unter 100 Kilometern ausdrückt, spielt ebenfalls für die biologischen Systeme eine wichtige Rolle, da sie einerseits die heterogene horizontale Verteilung des Planktons mit verursacht, andererseits aber auch zu einer Veränderung der Schichtungsverhältnisse in der Wassersäule sowie zu Nährstoffeinträgen durch Auftriebsereignisse führen können. Derartige Verbesserungen des Nährstoffangebotes können wiederum zu kurzfristigen Planktonentwicklungen und daraus folgenden Sedimentationsereignissen führen. Derart komplexe hydrographische Strukturen können aber von einem 1D-Modell nicht aufgelöst werden.

Simulationsergebnisse, die aufgrund der fehlenden Advektion zu Abweichungen von den Felddaten führen, müssen durch geeignete Abschätzungen des lateralen Transportes validiert werden und können nicht durch eine veränderte Parameterkonstellation verbessert oder berichtigt werden. Eine Alternative zu den aufwendigen Bestimmungen der mesoskaligen Struktur der Wassermassen sowie des lateralen

Transportes *in situ* bieten 3D-Modelle. Durch die Kombination von biologischen und ozeanographischen Modellen, die mesoskalige bis großräumige Zirkulationsmuster in die Simulation mit einbeziehen (Fasham et al, 1993; Sarmiento et al., 1993), wird es zukünftig möglich sein, eine flächendeckende Simulation der Verteilung biologischer Kompartimente und Prozesse sowie eine bessere Simulation des vertikalen Partikelflusses und seiner lateralen Einflüsse in verschiedenen Seegebieten zu erreichen.

7.2 Temperatur

Im Rahmen einer Veränderung der Parametrisierung physikalischer Variablen in der Ökosystemmodellierung ist es nötig, den Einfluß der Temperatur auf die physiologischen Prozesse zu evaluieren. Es ist allgemein bekannt, daß die Geschwindigkeit physiologischer Prozesse von der Temperatur abhängig ist. Das gilt unter anderem sowohl für die Primärproduktion (Eppley, 1972; Chamberlin & Marra, 1992), als auch für die Freßrate des Zooplanktons (Huntley & Lopez, 1992), was in Laborversuchen eindeutig gezeigt werden konnte. Aufgrund der relativ gleichmäßigen Temperaturverteilung in der Norwegensee während der gesamten Wachstumsperiode des Phytoplanktons wird die Parametrisierung dieser Prozesse, wie sie in BIOM durchgeführt wurde, von der Temperatur unabhängig gehalten.

Die Anpassungen der Prozesse an veränderte Temperaturen im Jahresgang haben gezeigt, daß zum Beispiel eine Veränderung der maximalen Nährstoffaufnahme des Phytoplanktons um den theoretisch ermittelten Wert (Eppely, 1972; Sakshaug et al., 1992) nur unwesentliche Veränderungen in den Simulationen hervorruft. Veränderte maximale Grazingraten des Zooplanktons über das Jahr haben dagegen deutliche Veränderungen sowohl in der Systementwicklung als auch in den jährlichen Raten verursacht. Da in einer Veränderung der Freßraten aber implizit auch die ontogenetische Vertikalwanderung sowie die unterschiedlichen Verhaltensweisen der verschiedenen Entwicklungsstadien enthalten sind, kann dies in BIOM nicht als eindeutiger Temperatureffekt angesehen werden. Bei einer Parametrisierung temperaturabhängiger Prozesse sollte also generell - mit dem Ziel einer möglichst großen Vereinfachung der Modellstruktur - eine Abschätzung durchgeführt werden, inwieweit die Abhängigkeit der parametrisierten Prozesse nicht durch andere, in ihren Auswirkungen bedeutendere Prozesse implizit enthalten sein könnte oder überdeckt wird.

7.3 Zooplankton

Wie im einleitenden Kapitel beschrieben wurde, kann der Lebenszyklus der Copopoden in der Norwegensee als regulierender Faktor für die Entwicklung des pelagischen Systems betrachtet werden. Die Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse und der Modellexperimente lassen den Schluß zu, daß besonders die Parametrisierung der Kopplung zwischen Phytoplankton und Zooplankton in BIOM in einer zu sehr vereinfachten Weise durchgeführt worden ist, da mit ihr die spezifischen Verhaltensweisen des Zooplanktons und daraus folgende Systemveränderungen in der Norwegensee nur zum Teil simuliert

werden konnten. Ein Grund für diese enge Kopplung in BIOM kann in der Formulierung des Freßverhaltens des Zooplanktons gefunden werden, das mit einer modifizierten Michaelis-Menten-Kinetik nur sehr unzureichend beschrieben werden kann (Gleichung 13, 14 und 15). In diese Formulierung, die in der theoretischen Ökologie auch als Holling Typ-II-Funktion bezeichnet wird (DeAngelis, 1992; Brown & Rothery, 1993), ist neben einem Präferenzenkriterium für die jeweils bevorzugte Nahrung auch ein quadratischer Switching-Term integriert, der es dem Zooplankton über eine Wichtung des jeweiligen Futteranteils ermöglicht, auf eine Veränderung der Futterzusammensetzung zu reagieren (May, 1977; Hutson, 1984; Fasham et al., 1990). Durch diese Funktion kann ein potentiell Futterkompartiment zunächst einen bestimmten Bestand aufbauen, ehe das Zooplankton mit einiger Verzögerung, wie sie in den Jahresgängen der Variablen gut zu erkennen ist, auf das herangewachsene Futter reagiert. Dieses Verhalten ('threshold feeding') verhindert einerseits eine weitgehend parallele Entwicklung von Phytoplankton und Zooplankton, wie sie aber real in der Norwegensee und im Pazifik beobachtet werden kann (Frost, 1987; Fasham et al, 1990). Die dadurch hervorgerufene verzögerte Reaktion des Zooplanktons bei niedrigem Futterangebot bewirkt eine unempfindlichere Reaktion des gesamten Systems auf das Grazing des Zooplanktons. Detaillierte Versuche zu dieser Problematik wurden mit einem ähnlichen Modell von Kriest (1994) durchgeführt und diskutiert.

Die angewendete Formulierung des Freßverhaltens des Zooplanktons bildet also keine geeignete Parametrisierung, um die spezifischen Zusammenhänge von Phytoplankton und Zooplankton in der Norwegensee zu simulieren. Hier könnten sich mit veränderten Freßfunktionen (Steele, 1976; Evans & Parslow, 1985; Tande & Slagstad, 1985; Frost, 1987; Slagstad & Tande, 1990) oder einer Integration eines komplexen Zooplanktonmodells (Frost, 1987, Hofmann & Ambler, 1988) in das bestehende Ökosystemmodell in Zukunft bessere Ergebnisse erzielen lassen, die eine parallele Entwicklung unterschiedlicher autotropher und heterotropher Planktonformen zuläßt, wie sie in der Norwegensee beobachtet werden kann.

7.4 Remineralisierung und mikrobielles Nahrungsnetz

Die zu sehr vereinfachte Parametrisierung des Zooplanktons gilt auch für den Bereich des heterotrophen Systems, der durch den 'microbial loop' und das Mikrozooplankton beschrieben wird. Dies zeigt sich vor allem in einer Fehleinschätzung der Effizienz des Stickstoff-Recyclings in der Deckschicht. Eine im Vergleich zu den Felddaten niedrige Regenerierte Produktion und ein sehr hohes jährliches f-ratio veranschaulichen die Defizite in der Parametrisierung. Auch die hohen Sedimentationsraten können zum Teil mit der hier verwendeten Parametrisierung erklärt werden. In diesem Fall wird eine hohe 'Zerkleinerungsrate' des schnell sinkenden Detritus durch die komplexe Nahrungskette und der damit verbundene Verbleib großer Stickstoffanteile in der oberen Wassersäule (Peinert et al., 1989; Antia, 1991) nicht adäquat simuliert. Eine Erhöhung des Detritusabbaus in BIOM führte jedoch nicht zu einer wesentlichen Veränderung in der Regenerierten Produktion und somit des f-ratios. Die Auswirkungen

auf die Sedimentation waren nicht eindeutig. Zwar konnten saisonale Sedimentationsereignisse besser der Wirklichkeit angepaßt werden, die Jahressedimentation wurde aber drastisch unterschätzt.

Diese Ergebnisse zeigen, daß eine Veränderung stark vereinfachter Parametrisierungen zwar Effekte auf einzelne Prozesse haben kann, aufgrund der fehlenden Komplexität aber andere Nachteile in Kauf genommen werden müssen. Abhilfe könnte hier eine komplexere Parametrisierung des 'microbial loop' schaffen (Taylor & Joint, 1990; McManus, 1991; Moloney & Field, 1991; Turner & Roff, 1993), die besonders die Existenz von gelöstem organischem Stickstoff sowie die Repartikularisierung durch Bakterien (Glibert, 1993), aber auch mindestens eine weitere trophische Stufe in der heterotrophen Nahrungskette beschreibt

Fasham et al. (1990) erzielen mit einer komplexeren Parametrisierung des 'microbial loop' durch Hinzunahme von Bakterien und gelöstem organischem Stickstoff als weitere Kompartimente jedoch nicht den gewünschten Effekt auf die Regenerierte Produktion und das f-ratio. Erst durch eine Veränderung der Nitratkonzentration unterhalb der Deckschicht sowie eine Verminderung der Phytoplanktonmortalität, die in ihrem Modell als freier Parameter verwendet wird, erreichen sie eine Senkung des f-ratio um etwa 30 %. Hier liegt die Vermutung nahe, daß eine komplexere Struktur des Nahrungsnetzes keine wesentlichen Veränderungen für die Remineralisation und die Regenerierte Produktion mit sich bringt, doch muß bedacht werden, daß den beiden Modellen zwar ähnliche Gleichungen zu Grunde liegen, die Struktur durch die vertikale Gliederung des BIOM aber wesentliche Unterschiede aufweist.

Auch der Sinkgeschwindigkeit, die in BIOM direkte Auswirkungen auf die Rate der Detritusremineralisierung und damit auf die Masse des Partikelflusses hat, kommt eine wichtige Rolle zu. Nicht nur dem großen Spektrum der in der Wassersäule vorhandenen Partikelgrößen und -sinkgeschwindigkeiten (McCave, 1984), sondern auch Prozessen wie Aggregation und Degradation (Banse, 1990; Riebesell & Wolf-Gladrow, 1992) kann die einfache Formulierung in BIOM nicht gerecht werden. Die Parametrisierung des Detritus als zwei verschieden schnell sinkende Kompartimente, ist ein erster Kompromiß und bedarf einer weitgehenden Überarbeitung, um den vertikalen Partikelfluß in seiner Quantität, aber auch in seiner Zusammensetzung zu simulieren. Die Modellierung von Aggregationsprozessen (Legendre & Le Fèvre, 1989; Riebesell & Wolf-Gladrow, 1992) bietet in diesem Zusammenhang einen guten Ansatz. Unterschiedliche Vorgänge der Aggregatbildung spielen dabei eine Rolle, in die unter anderem auch die, in der Norwegensee typischen, Pteropoden durch ihre Ernährungsstrategie involviert sind (vgl. Kapitel 2.3). Modellexperimente legen den Schluß nahe (s.u.), daß der Gesamtheit der Partikel *in situ* in der Norwegensee eine niedrige mittlere Sinkgeschwindigkeit zugeschrieben werden muß, die zwischen 1 und 5 m pro Tag liegen dürfte. Maximale Sinkgeschwindigkeiten eines relativ kleinen Anteils können jedoch über 100 m pro Tag betragen.

7.5 Produktion und Sedimentation

Abschließend sollen die Ergebnisse der Modellexperimente im Hinblick auf die Beziehungen zwischen Primärproduktion und vertikalem Partikelfluß diskutiert werden. Die Auswirkungen einer Parametermodifikation auf das System stellen sich für jedes Modellexperiment unterschiedlich dar, was sich zunächst in einem veränderten zeitlichen Ablauf der Systementwicklung zeigt. Die zeitliche Abfolge und die erreichten Maxima der sich entwickelnden Kompartimente sowie der daraus entstehende Komplexitätsgrad des pelagischen Systems - implizit durch die Höhe der Abbauparameter und -raten ausgedrückt - spielt für das saisonale Sedimentationsmuster eine wesentliche Rolle.

Die Sedimentation wird oft über den Begriff Exportproduktion mit der Neuen Produktion in Verbindung gebracht und bezieht sich auf den vertikalen Export von einer Zone der Wassersäule in eine andere. Eine quantitative Gleichsetzung beider Größen gilt nur bezogen auf die euphotische Zone unter Einbeziehung des Exportes gelöster organischer Substanz (Eppley & Peterson, 1979; Bodungen, 1989) und kann somit dem Aufwärtstransport von Nitrat auf Jahresbasis gleichgesetzt werden. Für die gesamte Wassersäule bedeutet diese Beziehung, daß aller Stickstoff, der in eine Zone oberhalb eines bestimmten Referenzniveaus transportiert wird, unter Vernachlässigung der Interaktionen an den Rändern (lateralen und atmosphärischen Eintrag sowie Wasser-Sediment-Grenzschicht) aus Kontinuitätsgründen wieder aus der jeweiligen Zone exportiert werden muß. Dieses Verhältnis kann für saisonale Betrachtungen nicht angewendet werden, da die beiden Prozesse, bestimmt durch die Komplexität des Nahrungsnetzes, im Verlauf der Systementwicklung entkoppelt sind.

Bei Messungen des vertikalen Partikelflusses ist besonders der Anteil der Biomasse von primärem Interesse, der aus der euphotischen Zone exportiert wird. Die Beprobung direkt unterhalb der euphotischen Zone mit Sinkstofffallen im Jahresgang ist aus hydrodynamischen Gründen (Fallverhalten und Jahresgang der Tiefe der euphotischen Zone) quantitativ nicht möglich. Das Modell bietet aber eine Möglichkeit, den Stickstofffluß aus der euphotischen Zone zu simulieren und, soweit eine vorhergehende Validierung aller anderen Prozesse erfolgt ist, auch zu quantifizieren. Auch tieferen Schichten wie der maximalen winterlichen Durchmischungstiefe gilt die besondere Aufmerksamkeit, da in diesem Fall der Einfluß der dynamischen Deckschichttiefe vernachlässigt werden kann.

Zunächst soll anhand der folgenden Abbildungen das Verhältnis von Neuer zu Exportproduktion im Jahresgang für das BIOM veranschaulicht werden. Abbildung 80 und 81 zeigen exemplarisch die Jahresgänge der Sedimentation und Neuen Produktion für drei ausgewählte Sinkgeschwindigkeiten des SSD im Phasendiagramm (1, 3 und 10 Tiefenstufen pro Tag), wie sie sich für die untere Grenze der euphotischen Zone bzw. in 500 m darstellen. Die Punkte und Zahlen geben die jeweiligen Tage des Modelljahres an. Deutlich ist die oben beschriebene Entkopplung der beiden Raten voneinander zu erkennen, die bei sehr niedrigen Sinkgeschwindigkeiten nur eine langsame Zunahme der Sedimentation bis zum Zusammenbruch der Planktonblüte zuläßt. Hohe Sinkgeschwindigkeiten führen dagegen relativ

früh zu hohen Raten der Exportproduktion. Auch die in Abbildung 80 dargestellten Kurven zeigen ein ähnliches Bild, jedoch werden insgesamt niedrigere Exportproduktions-Raten erreicht.

In den Ausschnitten der Abbildung 80 und 81 sind jeweils der Beginn und das Ende der Jahresgänge vergrößert dargestellt. Die Schleifen in Abbildung 81 lassen sich durch die Verzögerung der LSD-Sedimentation in 500 m Tiefe erklären, die zufällig mit einer Phase kurzzeitig ansteigender Produktion im Herbst zusammentrifft. Diese Verzögerung ist an der unteren Grenze der euphotischen Zone in etwa 120 m Tiefe geringer als in 500 m, was das Fehlen dieser Strukturen in Abbildung 80 erklärt. Wie die Abbildungen zeigen, kann einer Phase mit hohen Raten Neuer Produktion, wie sie in BIOM für das Frühjahr simuliert wird, bei hohen Sinkgeschwindigkeiten eine hohe Sedimentation zugeordnet werden. Eine enge direkte Kopplung von Produktion und Sedimentation im Jahresgang kann dagegen nicht festgestellt werden, da diese Prozesse durch die, auch in BIOM trotz seiner einfachen Struktur vorhandene Komplexität des Systems, weitgehend saisonal entkoppelt sind (Eppley, 1986; Bodungen, 1989; Williams et al., 1989).

Anhand von Jahresintegralen soll im folgenden die Beziehung zwischen Neuer und Exportproduktion in BIOM und im Vergleich mit Felddaten betrachtet werden. Nach dem oben beschriebenen Konzept muß der in die euphotische Zone importierte Stickstoff im Laufe eines Jahres wieder exportiert werden. Diffusiver Import und Export gelöster Stickstoffkomponenten (Nitrat und Ammonium) kann in dieser Arbeit nicht im einzelnen kalkuliert werden. Deshalb wird lediglich der vertikale Partikelfluß zu der Neuen Produktion ins Verhältnis gesetzt. Die Ergebnisse für die unterschiedlichen Sinkgeschwindigkeiten sowie verschiedene Tiefenstufen (1. euphotische Zone entspricht 120 m; 2. max. winterliche Durchmischung = 300 m; 3. Tiefe der obersten Sinkstofffalle = 500 m) sind in Tabelle 18 aufgeführt.

Neben einer Reihe anderer Autoren haben Pace et al. (1987) die Abnahme des vertikalen Partikelflusses mit der Tiefe in einer allgemeinen Gleichung ausgedrückt. Speziell für den vertikalen Fluß des partikulären organischen Stickstoffs, der einem größeren Abbau unterliegt als der Kohlenstoff, geben sie die Beziehung $F = 0.432 * TPP^{1.123} * z^{-0.843}$ (F: PON-Fluß, TPP Gesamt Produktion, z: Tiefe) an, die anhand von Daten aus der VERTEX-Studie (VERtical Transport and Exchange) im nordöstlichen Pazifik ermittelt wurde. Nach dieser Gleichung errechnete Raten der Exportproduktion werden ebenfalls in Tabelle 18 den simulierten Werten gegenüber gestellt. In Tabelle 19 werden die berechneten Werte mit Felddaten verglichen.

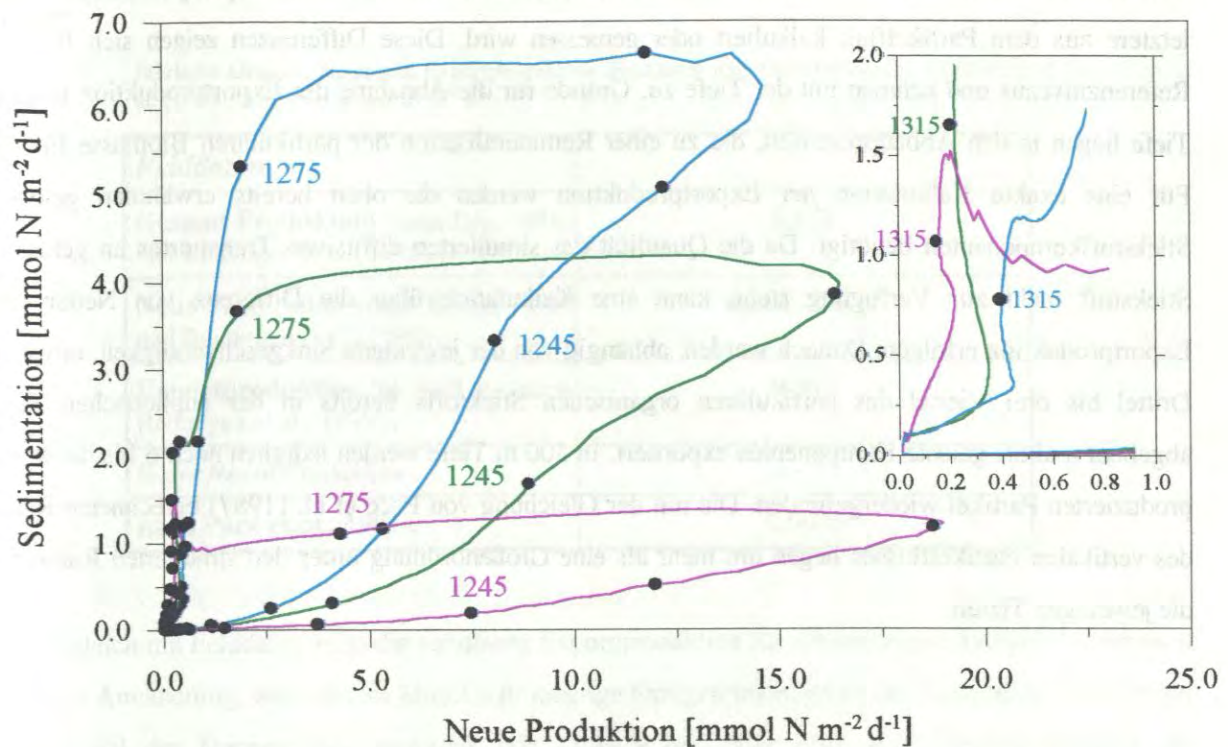


Abbildung 80: Jahresgänge der Sedimentation unter der euphotischen Zone im Verhältnis zur Neuen Produktion für drei ausgewählte Sinkgeschwindigkeiten des SSD. Der Ausschnitt zeigt eine Vergrößerung der ersten und letzten Tage des Modelljahres (—: 1 Stufe pro Tag; —: 3 Stufen pro Tag [Standard]; —: 10 Stufen pro Tag; Punkte geben die Tage des Modelljahres an, ihr Abstand beträgt 10 Tage)

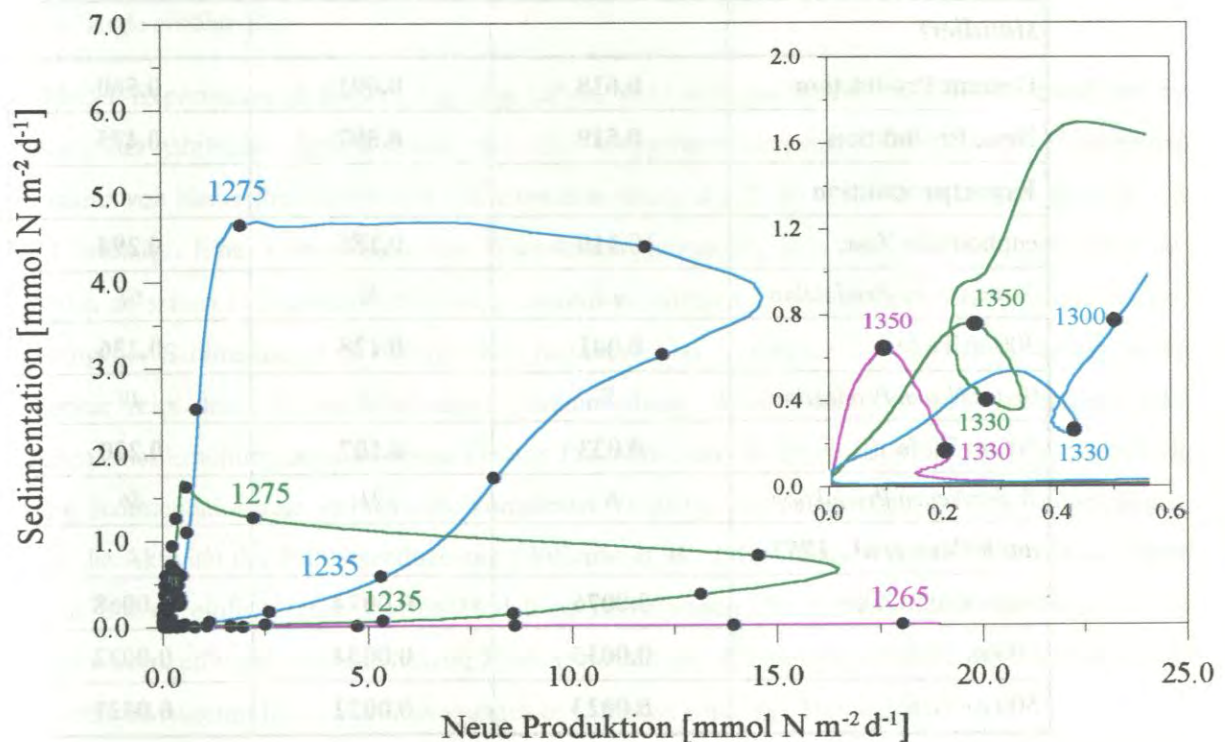


Abbildung 81: Jahresgänge der Sedimentation in 500 m Tiefe im Verhältnis zur Neuen Produktion für drei ausgewählte Sinkgeschwindigkeiten des SSD. Der Ausschnitt zeigt eine Vergrößerung der ersten und letzten Tage des Modelljahres (—: 1 Stufe pro Tag; —: 3 Stufen pro Tag [Standard]; —: 10 Stufen pro Tag; Punkte geben die Tage des Modelljahres an, ihr Abstand beträgt 10 Tage)

Die Werte in Tabelle 18 verdeutlichen die Unterschiede zwischen Neuer und Exportproduktion, wenn letztere aus dem Partikelfluß kalkuliert oder gemessen wird. Diese Differenzen zeigen sich für alle Referenzniveaus und nehmen mit der Tiefe zu. Gründe für die Abnahme der Exportproduktion mit der Tiefe liegen in den Abbauprozessen, die zu einer Remineralisation der partikulären Biomasse führen. Für eine exakte Kalkulation der Exportproduktion werden die oben bereits erwähnten gelösten Stickstoffkomponenten benötigt. Da die Quantität des simulierten diffusiven Transportes an gelöstem Stickstoff nicht zur Verfügung steht, kann eine Kalkulation über die Differenz von Neuer und Exportproduktion erfolgen. Danach werden, abhängig von der jeweiligen Sinkgeschwindigkeit, etwa ein Drittel bis drei Viertel des partikulären organischen Stickstoffs bereits in der euphotischen Zone abgebaut und als gelöste Komponenten exportiert. In 500 m Tiefe werden lediglich noch 6 bis 46 % der produzierten Partikel wiedergefunden. Die mit der Gleichung von Pace et al. (1987) berechneten Raten des vertikalen Partikelflusses liegen um mehr als eine Größenordnung unter den simulierten Raten für die jeweiligen Tiefen.

Tabelle 18: Jährliche Gesamt, Neue und Exportproduktion für verschiedene Sinkgeschwindigkeiten (1, 3 und 10 Stufen pro Tag) und Tiefen (euphotische Zone, 300 m, 500 m, vgl. Text). Simulation und Berechnung des PON-Flusses nach Pace et al. (1987). Angaben in $\text{mol N m}^{-2} \text{a}^{-1}$

Sinkgeschwindigkeit :	1 Stufe / Tag	3 Stufen / Tag	10 Stufen / Tag
<i>simuliert</i>			
Gesamt Produktion	0.618	0.601	0.560
Neue Produktion	0.519	0.507	0.475
Exportproduktion			
euphotische Zone	0.110	0.186	0.294
% der Neuen Produktion	21	36	61
300 m Tiefe	0.041	0.128	0.236
% der Neuen Produktion	7	25	49
500 m Tiefe	0.033	0.107	0.220
% der Neuen Produktion	6	21	46
<i>nach Pace et al., 1987</i>			
euphotische Zone	0.0076	0.0074	0.0068
300 m Tiefe	0.0035	0.0034	0.0032
500 m Tiefe	0.0023	0.0022	0.0021

Tabelle 19: Jährliche Gesamt, Neue und Exportproduktion. Felddaten und Berechnung des PON-Flusses nach Pace et al. (1987). Angaben in $\text{mol N m}^{-2} \text{a}^{-1}$.

<i>Felddaten</i>	
Gesamt Produktion (nach Rey, 1981, und Bodungen et al., 1995) :	1.132
Neue Produktion (nach Koeve, 1992, und Bodungen et al., 1995) :	0.264 - 0.512
Exportproduktion in 500 m (nach Bodungen et al., 1995) :	0.029
% der Neuen Produktion	6 - 11
nach Pace et al., 1987 :	0.0045

Im Vergleich mit Felddaten zeigt die simulierte Exportproduktion für die niedrigste Sinkgeschwindigkeit die beste Annäherung, was eine im Mittel sehr niedrige Sinkgeschwindigkeit der Gesamtheit der Partikel im Pelagial der Norwegensee vermuten läßt (Tabelle 19). Hier zeigt sich ebenfalls deutlich die Abhängigkeit der Exportproduktion von der Neuen Produktion, da bei einer um die Hälfte niedrigeren Gesamtproduktion sehr ähnliche Raten der Exportproduktion simuliert werden. Der nach der Gleichung von Pace et al. (1987) berechnete Partikelfluß erreicht dagegen eine, der gemessenen Gesamt Produktion entsprechende erhöhte Rate.

Wie Modell-Experimente in Kapitel 6 gezeigt haben, wirkt sich das Produktions-Niveau direkt auf die Quantität der jährlichen Sedimentation aus. Das weitgehend akzeptierte Konzept einer generellen Äquivalenz von Neuer Produktion und Sedimentation wurde durch die Modellexperimente auch für das BIOM bestätigt. Eine Verbesserung der Wachstumsbedingungen, bzw. eine bessere Anpassung des Planktons an seinen Lebensraum führt dabei absolut zu höheren Raten Neuer Produktion, die in einer Erhöhung der Sedimentation in 500 m Tiefe resultiert. Das Verhältnis der Steigerung beider Raten zueinander zeigt dabei keinen eindeutigen Zusammenhang. Auch findet sich kein genereller Trend zwischen einer Erhöhung der simulierten Gesamt Produktion und Sedimentation. Dadurch wird deutlich, daß die Sedimentationsrate vielmehr die komplexen Vorgänge des pelagischen Systems widerspiegelt, als nur die Aktivität der Primärproduzenten (Williams et al., 1989). Diese komplexen Prozesse führen schon in diesem einfach strukturierten Modell zu Bedingungen, die keine einfache Abhängigkeit des vertikalen Partikelflusses von der Gesamt Produktion und der Wassertiefe erkennen lassen, wie sie von verschiedenen Autoren für *in situ* Bedingungen beschrieben wird (vgl. Bodungen, 1989).

7.6 Schlußbemerkungen

Das vorgestellte Modell stellt einen Versuch dar, sowohl die Produktionsbedingungen, als auch die Sedimentation und sie beeinflussende Prozesse in der Norwegensee mit einem Ökosystemmodell zu beschreiben. Es bietet die Möglichkeit die Prozesse und Veränderungen der Bestandsvariablen im Jahresgang zu erfassen, was bisher durch unzulängliche Methoden oder logistische Probleme nicht möglich war. Dieses zeigt sich besonders in Zeiten unbekannt starker Veränderungen wie zum Beispiel dem Frühjahr, da aus dieser Zeit keine gemessenen Daten zur Verfügung stehen. Abweichung zwischen Modell und Felddaten müssen nicht unbedingt auf Defizite des Modells zurückzuführen sein, sie können ihre Ursache auch in der Ermittlung und Interpretation der empirischen Daten haben. Besonders die heterogene Verteilung des Planktons sowie die zeitliche und räumliche Auflösung der verwendeten Datensätze erschweren eine geeignete Validierung. Damit bietet das Modell die Möglichkeit, auf Diskrepanzen aufmerksam zu machen und zu zeigen, an welcher Stelle - sowohl im Modell als auch im Feld - weitere Forschungen nötig sind.

Das Modell ist in der Lage, den Beginn der Nahrungskette im Jahresgang - vom Nitrat über die Neue Produktion bis zum Bestand des Phytoplanktons - relativ realistisch zu simulieren. Mit steigender Komplexität und Abhängigkeit der parametrisierten Variablen und Prozesse werden die Unterschiede zwischen den Simulationen und den Felddaten größer, was auf Unzulänglichkeiten in der Parametrisierung hinweist. Diese zeigen sich in zunehmendem Maße in der Bedeutung der Remineralisierungsprozesse, die durch den Anteil der Regenerierten Produktion implizit ausgedrückt werden kann und besonders große Wirkung auf den Jahresgang der Sedimentation zeigt.

Die vorgefundenen Unterschiede sind mit der einfachen Struktur des Modells und dem angewendeten numerischen Verfahren zu erklären, durch die lediglich idealisierte und geglättete Veränderungen der Bestände und Prozesse berechnet werden können. Es kann aber nicht der Anspruch erhoben werden mit Modellen die Natur vollständig zu simulieren, da hierzu nicht nur sehr viel kleinere Zeit- und Raumskalen für die Berechnungen nötig wären, sondern auch eine nicht zu realisierende Komplexität des Modells. Deshalb sollten die Bewertungskriterien für die Qualität eines Modelles nicht so sehr in einer möglichst genauen Simulation einzelner Jahresgänge bestehen, sondern die Möglichkeit der Modelle als Hilfsmittel für ein besseres Verständnis der komplexen Vorgänge im pelagischen Ökosystem hervorgehoben werden. Hier steht besonders das Zusammenwirken der unterschiedlichen Prozesse zwischen den Systemvariablen im Vordergrund, die mit den gängigen Methoden und Verfahren nur sehr schwer zu validieren sind.

Damit bieten Modelle die Möglichkeit der Abschätzung von Größenordnungen und Wechselwirkungen dieser Prozesse sowie der gegenseitigen Beeinflussung. Eine weitere Anwendung liegt darin, daß Modelle für Bestandsvariablen wie Plankton und Nährstoffe sowie Prozesse, über Raum und Zeit einen hoch aufgelösten umfangreichen Datensatz liefern, der im Rahmen der natürlichen Variabilität

gemessene und empirische Datensätze vervollständigen kann, die aufgrund logistischer Schwierigkeiten nur unzureichend abgedeckt sind. Durch geeignete Modellexperimente können darüber hinaus Hypothesen entwickelt und getestet werden, die zu einer Beeinflussung der Feldarbeit führen und damit eine enge Kooperation und Wechselwirkung der modellierenden und messenden Disziplinen hervorruft können.

Diese Arbeit hat neben guten Übereinstimmungen auch Diskrepanzen zwischen Modellergebnissen und Felddaten gezeigt, die auf die einfache Struktur des BIOM zurückzuführen sind. Dabei konnte auch gezeigt werden, daß eine einfache Veränderung der Parameter, die implizit eine Reihe von komplexen Prozessen beinhalten, nicht geeignet ist, eine bestimmte Veränderung einer ausgewählten Variablen oder eines Prozesses hervorzurufen, wie es am Beispiel der Sedimentation besonders deutlich wurde. Es bleibt zu untersuchen, ob komplexere Ökosystemmodelle zu besseren Simulationen beitragen können, oder ob eine Kopplung mit hydrographischen Modellen bevorzugt werden muß. Schon eine Veränderung einzelner Parameterwerte über das Jahr hat zu kaum überschaubaren Reaktionen des Modells geführt, so daß bei einer weiteren Auflösung der Prozesse immer bedacht werden sollte: "... that as their complexity grows, they can behave as mysteriously as the real world ..." (Evans & Parslow, 1985).

8. Zusammenfassung

Mit unterschiedlichen Arten von Modellen, deren spezifische Strukturen die Simulation einzelner Prozesse bis ganzer Ökosysteme über Raum und Zeit ermöglichen, kann die Bearbeitung und Interpretation von Felddaten unterstützt werden, wodurch die Bedeutung des Untersammelns von Felddaten minimiert wird.

Die Untersuchung der meist nicht-linearen Wechselwirkungen zwischen physiko-chemischen und biologischen Prozessen in der Norwegensee war Ziel dieser Arbeit. Dafür wurde ein eindimensionales Ökosystemmodell entwickelt, das den saisonalen Stickstoffkreislauf der Norwegensee mit Hilfe der Euler'schen Kontinuummethode simuliert. Es besitzt eine vertikale Strukturierung sowie die Möglichkeit der Veränderung einzelner Parameterwerte während eines Modellaufes. Dadurch können Parameter den Jahresgängen unterschiedlicher Prozesse besser angepaßt werden. Die vertikale Auflösung des Modells ermöglicht die Simulation des biogenen Partikelfluß in der Norwegensee für verschiedene Tiefen.

Die Ergebnisse eines Standardlaufes wurden mit Felddaten verglichen, die überwiegend im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 313 der Universität Kiel erhoben worden sind. Die Validierung der Modellergebnisse zeigte im Einzelnen eine gute Übereinstimmung der Jahresgänge des Nitrats und des Phytoplanktons. Ebenso konnte der partikuläre organische Stickstoff während der Wachstumsperiode relativ gut simuliert werden. Auch die Kalkulation der Neuen Produktion im Jahresintegral konnte für die Norwegensee bestätigt werden, wohingegen die Regenerierte Produktion stark unterschätzt wurde. Desgleichen weist die Simulation des vertikalen Partikelflusses Unzulänglichkeiten auf, die vermutlich wie die Regenerierte Produktion durch eine zu stark vereinfachte Parametrisierung des mikrobiellen Nahrungsnetzes verursacht werden. Zu den Abweichungen der saisonalen Sedimentation trägt ebenfalls eine inadequate Parametrisierung der interaktiven Prozesse zwischen den Kompartimenten Phytoplankton und Zooplankton bei.

Die Abweichungen zwischen Modellergebnissen und Felddaten sowie die große Spannbreite biologischer Parameter macht es erforderlich, die Objektivierbarkeit dieser Parameter zu hinterfragen. Zu dieser Problematik wurden Modellexperimente durchgeführt, die eine Untersuchung möglicher Effekte veränderter Parameterwerte auf das pelagische System zum Ziel hatten. Darüber hinaus sollte mit den Experimenten durch eine gezielte Anpassung der Parameterwerte an die Jahresgänge unterschiedlicher Prozesse eine bessere Annäherung an die Realität erreicht werden:

- Modellexperimente haben den Einfluß saisonaler Variationen der Deckschichttiefen zum Ziel gehabt. Es zeigte sich, daß unterschiedliche Verläufe der Stratifizierung einen Einfluß auf die zeitliche Entwicklung der Ökosystemkompartimente haben, während die Jahresintegrale der Variablen von diesen Veränderungen nahezu unbeeinflusst blieben. Dies wird besonders deutlich für die Produktion und Sedimentation, die nur unwesentliche Veränderungen zeigten. Die Simulation von Konvektionsereignissen im Sommer führte aufgrund eines verbesserten Nährstoffangebotes zu kurzfristigen

Erhöhungen der Neuen Produktion und Sedimentation, deren Raten aber jeweils niedrigere Werte als die des Standardlaufes erreichten.

- Ein verändertes Lichtangebot sowie eine Veränderung des Photosynthese-Licht-Koeffizienten war Gegenstand weiterer Modellexperimente. Hier zeigte sich, daß eine Erhöhung des Lichtangebotes sowie eine effizientere Nutzung des Lichtes durch das Phytoplankton im Jahresgang zu einer schnelleren Biomasseakkumulation und höherer Nährstoffzehrung führte. Die Jahresintegrale aller Variablen erreichten höhere Werte als im Standardlauf. Ein verringertes Lichtangebot, bzw. eine niedrigere Lichtnutzungseffizienz zeigten umgekehrte Effekte. Eine saisonale Anpassung des Photosynthese-Licht-Koeffizienten führte zu einer zeitlichen Verschiebung in der Entwicklung der Kompartimente, verursachte aber nahezu keine Veränderungen der Jahresintegrale im Vergleich zum Standardlauf.
- Modellexperimente mit saisonal an die Entwicklungsstadien des Zooplanktons angepaßten Freß-Parametern wurden ebenfalls durchgeführt. Es zeigte sich, daß der Einfluß der Affinität des Zooplanktons zum Futter (k_{zo}) saisonal und im Jahresintegral vernachlässigt werden kann, während sich eine Veränderung der Freßrate (V_z) mit höheren Biomassen sowie höheren Produktions- und Sedimentationsraten nachhaltig auf den Jahresgang der Variablen und die Jahresintegrale auswirkte. Die saisonal angepaßte maximale Freßrate konnte darüber hinaus eine Parallelentwicklung von Phyto- und Zooplankton simulieren, wie sie im Frühjahr in der Norwegensee beobachtet werden kann. Auch wurden deutlich erhöhte Sedimentationsraten während des Winters simuliert.
- Abschließend wurden Modellexperimente zu den die Sedimentation direkt beeinflussenden Parametern durchgeführt. Eine geringere Phytoplanktonmortalität hatte eine leichte Verringerung der Sedimentation zur Folge. Eine deutliche Veränderung der jährlichen Sedimentation konnte dagegen mit einem erhöhten Abbau des schnell sinkenden Detritus erzielt werden, so daß eine gute Übereinstimmung mit dem saisonalen Sedimentationsmuster der Norwegensee erzielt wurde. Die jährliche Rate des vertikalen Partikelflusses in der Norwegensee wurde dabei jedoch von BIOM stark unterschätzt. Eine verringerte Sinkgeschwindigkeit des schnell sinkenden Detritus konnte die gemessene jährliche Sedimentationsrate nahezu bestätigen, während der simulierte Jahresgang durch ein starkes Sedimentationsereignis von den Felddaten abwich. Für alle drei Szenarien konnte keine wesentliche Veränderung der Jahresintegrale der Primärproduktion festgestellt werden. Kalkulationen mit den Ergebnissen des letzten Experimentes legen darüber hinaus den Schluß nahe, daß die mittlere Sinkgeschwindigkeit der Gesamtheit aller Partikel in der Wassersäule *in situ* zwischen 1 und 5 m pro Tag beträgt.

Für eine bessere Simulation der saisonalen Sedimentation und der Regenerierten Produktion wird für zukünftige Modellansätze eine komplexere Parametrisierung des mikrobiellen Nahrungsnetzes sowie des Sinkverhaltens des Detritus' vorgeschlagen.

Eine vorhergehende Validierung aller Variablen vorausgesetzt kann das Modell zur Quantifizierung besonders derjenigen Prozesse verwendet werden, für die keine Meßwerte zur Verfügung stehen. Mit Modellexperimenten können darüber hinaus Thesen entwickelt und getestet werden, die anschließend zu einer Beeinflussung der Feldarbeit führen.

9. Literaturverzeichnis

- Allredge, A. L. & M. W. Silver, 1988: Characteristics, dynamics and significance of marine snow; *Prog. Oceanog.* **20**, 41-82
- Altabet, M. A., 1988: Variations in nitrogen isotopic composition between sinking and suspended particles: implications for nitrogen cycling and particle transformation in the open ocean; *Deep-Sea Res.* **35** (4), 535-554
- Ambler, J. W., 1986: Formulation of an ingestion function for a population of *Paracalanus* feeding on mixtures of phytoplankton; *J. Plankton Res.* **8** (5), 957-972
- Antia, A. N., 1991: Microzooplankton in the pelagic food web of the East Greenland Sea and its role in sedimentation processes; *Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel* **33**, 1-109
- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray & L. A. Meyer-Reil, 1983: The ecological role of water-column microbes in the sea; *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10** (3), 257-263
- Båmstedt, U., 1983: RNA concentration in zooplankton: seasonal variation in boreal species; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **11**, 291-297
- Bannister, T. T., 1974: Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production; *Limnol. Oceanogr.* **19** (1), 1-12
- Banse, K., 1990: New views on the degradation and disposition of organic particles as collected by sediment traps in the open sea; *Deep-Sea Res.* **37** (7), 1177-1195
- Banse, K., 1994: Grazing and zooplankton production as key controls of phytoplankton production in the open ocean; *Oceanography* **7** (1), 13-20
- Bathmann, U. V., R. Peinert, T. T. Noji & B. von Bodungen, 1990: Pelagic origin and fate of sedimenting particles in the Norwegian Sea; *Prog. Oceanog.* **24**, 117-125
- Bathmann, U. V., T. T. Noji & B. von Bodungen, 1990: Copepod grazing potential in late winter in the Norwegian Sea - a factor in the control of spring phytoplankton growth?; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **60**, 225-233
- Bathmann, U. V., T. T. Noji & B. von Bodungen, 1991: Sedimentation of pteropods in the Norwegian Sea in autumn; *Deep-Sea Res.* **38** (10), 1341-1360
- Bathmann, U. V., T. T. Noji, M. Voss & R. Peinert, 1987: Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **38**, 45-51
- Baumann, M., 1990: Untersuchungen zur Primärproduktion und Verteilung des Phytoplanktons der Grönlandsee mit Kulturexperimenten zum Einfluß des Lichtes und der Temperatur auf das Wachstum und Photosyntheseleistung arktischer Diatomeen; *Dissertation, Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven*
- Bergh, O., K. Y. Børsheim, G. Bratbak & M. Heldal, 1989: High abundance of viruses found in aquatic environments; *Nature* **340**, 467-468
- Bidigare, R. R., R. C. Smith, K. S. Baker & J. Marra, 1987: Oceanic primary production estimates from measurements of spectral irradiance and pigment concentrations; *Global Biogeochem. Cycles* **1** (3), 171-186

- Billett, D. S. M., R. S. Lampitt, A. L. Rise & R. F. C. Mantoura, 1983: Seasonal sedimentation to the deep sea benthos; *Nature* **302**, 520-522
- Blaume, F., 1992: Hochakkumulationsgebiete am norwegischen Schelfhang: Sedimentologische Abbilder Topographie-geführter Strömungsmuster; *Ber. Sonderforschungsbereich 313, Uni. Kiel* **36**, 1-137
- Bodungen, B.v., 1989: Pelagische Primärproduktion und vertikaler Partikelfluß in Ozean. Methodische und konzeptuelle Aspekte; *Habilitationsschrift, Univ. Kiel*, 156 pp
- Bodungen, B.v., A. Antia, E. Bauerfeind, O. Haupt, W. Koeve, E. Machado, I. Peeken, R. Peinert, S. Reitmeier, C. Thomsen, M. Voss, M. Wunsch, U. Zeller & B. Zeitzschel, 1995: Pelagic processes and vertical flux of particles: an overview of a long-term comparative study in the Norwegian Sea and Greenland Sea; *Geol. Rundschau*, 17 pp
- Bodungen, B.v., M. Wunsch & H. Fürderer, 1991a: Sampling and analysis of suspended and sinking particles in the northern North Atlantic; *In: Marine Particles: Analysis and Characterisation* (Eds. American Geophysical Union); *Geophysical Monograph*, **63**, 47-56
- Bodungen, B.v., U. Bathmann, M. Voß & M. Wunsch, 1991b: Vertical particle flux in the Norwegian Sea. Resuspension and interannual variability; *In: Sediment trap studies in the Nordic countries 2* (Eds. P. Wassmann, A.-S. Heiskanen & O. Lindahl), 116-136
- Bodungen, B.v., V. S. Smetacek, M. M. Tilzer & B. Zeitzschel, 1986: Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region; *Deep-Sea Res.* **33** (2), 177-194
- Bruland, K. W., P. K. Bienfang, J. K. B. Bishop, G. Eglinton, V. A. W. Ittekkot, R. Lampitt, M. Sarnthein, J. Thiede, J. J. Walsh & G. Wefer, 1989: Group Report. Flux to the seafloor; *In: Productivity of the Oceans: Present and Past* (Eds. W. H. Berger, V. S. Smetacek & G. Wefer); *John Wiley & Sons, Chichester*, 193-215
- Buesseler, K. O., A. F. Michaels, D. A. Siegel & A. H. Knop, 1994: A three dimensional time-dependent approach to calibrating sediment trap flux; *Global Biogeochem. Cycles* **8** (2), 179-193
- Butler, E. I., E. D. S. Corner & S. M. Marshall, 1969: On the nutrition and metabolism of zooplankton. VI. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus; *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, **49**, 977-1001
- Butler, E. I., E. D. S. Corner & S. M. Marshall, 1970: On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey on nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde Sea area; *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, **50**, 525-560
- Butman, C. A., 1986: Sediment trap biases in turbulent flows: results from a laboratory plume study; *J. Mar. Res.* **44**, 645-693
- Campbell, J. W. & T. Aarup, 1992: New production in the North Atlantic derived from seasonal patterns of surface chlorophyll; *Deep-Sea Res.* **39** (10), 1669-1694
- Carpenter, E. J. & D. G. Capone, 1982: Nitrogen fixation in the marine environment; *Science* **217**, 1140-1142
- Chamberlin, S. & J. Marra, 1992: Estimation of photosynthetic rate from measurements of natural fluorescence: analysis of the effects of light and temperature; *Deep-Sea Res.* **39** (10), 1695-1706
- Cho, B. C. & F. Azam, 1988: Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior; *Nature* **332**, 441-443
- Clarke, R. A., J. H. Swift, J. L. Reid & K. P. Koltermann, 1990: The formation of Greenland Sea Deep Water: double diffusion or deep convection?; *Deep-Sea Res.* **37** (9), 1385-1424

- Codispoti, L. A., G. E. Friederich, C. M. Sakamoto & L. I. Gordon, 1991: Nutrient cycling and primary production in the marine systems of the Arctic and Antarctic; *J. Mar. Syst.* **2**, 359-384
- Conover, R. J., 1966: Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus*. In: Some contemporary studies in marine science (Eds H. Barnes); *George Allen & Unwin Ltd., London*, 187-194
- Conover, R. J., 1966a: Assimilation of organic matter by zooplankton; *Limnol. Oceanogr.* **11**, 338-345
- Corner, E.D.S., 1965: On the nutrition and metabolism of zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus*; *J. Mar. Biol. ASS. UK* **45**, 429-442
- Culver, M. E. & W. O. Smith, jr., 1989: The effect of environmental factors on sinking rates of marine phytoplankton; *J. Phycol.* **25**, 262-270
- Brown, D. & P. Rothery, 1993: Models in Biology: Mathematics, Statistics and Computing; *John Wiley & Sons, Chichester*, 1-688
- DeAngelis, D. L., 1992: Dynamics of nutrient cycling and food webs; *Chapman & Hall, London*, 1-270
- Dietrich, G., K. Kalle, W. Krauss & G. Siedler, 1975: Allgemeine Meereskunde; *Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlin*, 168 pp
- Ducklow, H. W., 1983: The production and fate of bacteria in the ocean; *Bioscience* **33**, 494-501
- Dugdale, R. C. & J. J. Goering, 1967: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity; *Limnol. Oceanogr.* **12**, 196-206
- Eppley, R. W. & B. J. Peterson, 1979: Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean; *Nature* **282**, 677-680
- Eppley, R. W., 1972: Temperature and phytoplankton growth in the sea; *Fishery Bulletin* **70** (4), 1063-1085
- Eppley, R. W., 1981: Autotrophic production of particulate matter; In: Analysis of marine ecosystems (Eds A. R. Longhurst); *Academic Press*, 343-361
- Eppley, R. W., 1986: Short term variations in primary productivity; In: Dynamic processes in the chemistry of the upper ocean (Eds J. D. Burton, P. G. Brewer & R. Chesselet); *Plenum Press*, 187-195
- Eppley, R. W., J. N. Rogers & J. J. McCarthy, 1969: Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton; *Limnol. Oceanogr.* **14**, 912-920
- Evans, G. T. & J. S. Parslow, 1985: A model of annual plankton cycles; *Biological Oceanography* **3** (3), 327-347
- Evans, G. T., 1988: A framework for discussing seasonal succession and coexistence of phytoplankton species; *Limnol. Oceanogr.* **33** (5), 1027-1036
- Evans, G. T., 1991: On parameters and variables; *U. S. JGOFS NEWS*, **2** (4), 6
- Fasham, M. J. R., J. L. Sarmiento, R. D. Slater, H. W. Ducklow & R. Williams, 1993: Ecosystem behaviour at Bermuda Station "S" and Ocean Weather Station "India": a general circulation model and observational analysis; *Global Biogeochemical Cycles* **7**, 379-415
- Fasham, M. J. R.; H. W. Ducklow & S. M. McKelvie, 1990: A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer; *J. Mar. Res.* **48**, 591-639
- Franks, P. J. S., 1992: Sink or swim: accumulation of biomass at fronts; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **82**, 1-12
- Frost, B. W., 1987: Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: a model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods *Neocalanus spp.*; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **39**, 49-68

- Gargett, A. E., T. R. Osborn & P. W. Nasmyth, 1984: Local isotropy and the decay of turbulence in a stratified fluid; *J. Fluid Mech.* **144**, 231-280
- Glibert, P. M., 1993: The interdependence of uptake and release of NH_4 and organic nitrogen; *Marine Microbial Food Webs* **7** (1), 53-67
- Haardt, H. & H. Maske, 1986: Variability of emission- and absorption-spectra normalized to the chlorophyll concentration; *In: The use of chlorophyll fluorescence measurements from space for separating constituents of sea water* (Eds. Grassel et al.); *GKSS Research Centre Geesthacht* **2** - App
- Hansen, B., U. S. Tande & U. C. Berggreen, 1990: On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot). III. Functional responses in grazing demonstrated on juvenile stages of *Calanus finmarchicus* (Copepoda) fed diatoms and Phaeocystis; *J. Plankton Res.* **12** (6), 1173-1187
- Herman, A. W. & T. Platt, 1986: Primary production profiles in the ocean: estimation from a chlorophyll/light model; *Océanol. Acta* **9** (1), 31-40
- Hill, P. S. & A. R. M. Nowell, 1990: The potential role of large, fast sinking particles in clearing nepheloid layers. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **A331**, 103-117
- Hofmann, E. E. & J. W. Ambler, 1988: Plankton dynamics on the outer southeastern U.S. continental shelf. Part II: A time-dependent biological model; *J. Mar. Res.* **46**, 883-917
- Hofmann, E. E., 1988: Plankton dynamics on the outer southeastern U.S. continental shelf. Part III: A coupled physical-biological model; *J. Mar. Res.* **46**, 919-946
- Honjo, S., D. W. Spencer & W. D. Gardner, 1992: A sediment trap intercomparison experiment in the Panama Basin 1979; *Deep-Sea Res.* **39** (2), 333-358
- Honjo, S., S. J. Manganini & G. Wefer, 1988: Annual particle flux and a winter outburst of sedimentation in the northern Norwegian Sea; *Deep-Sea Res.* **35** (8), 1223-1234
- Huntley, M. E. & M. D. G. Lopez, 1992: Temperature-dependent production of marine copepods: A global synthesis; *Am. Nat.* **140**, 201-242
- Hutson, V., 1984: Predator mediated coexistence with a switching predator; *Mathematical Biosciences* **68**, 233-246
- Jackson, G. A. & P. M. Williams, 1985: Importance of dissolved organic nitrogen and phosphorous to biological nutrient cycling; *Deep-Sea Res.* **32** (2), 223-235
- Johannessen, O. M., 1986: Brief overview of the physical oceanography; *In: The nordic Seas* (Eds B. G. Hurdle); *Springer Verlag New York*, 103-127
- Joint, I. R. C. & A. J. Pomroy, 1987: Activity of heterotrophic bacteria in the euphotic zone of the Celtic Sea; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **41**, 155-165
- Jones, R. & E. W. Henderson, 1986: The dynamics of nutrient regeneration and simulation studies of nutrient cycle; *J. Conseil*, **43**, 216-236
- Kattner, G., 1989: Lipid composition of *Calanus finmarchicus* from the North Sea and the Arctic, a comparative study; *Comp. Biochem. Physiol.* **49B**, 185-188
- Kattner, G. & H. Becker, 1991: Nutrients and organic nitrogenous compounds in the marginal ice zone of the Fram Strait; *J. Mar. Syst.* **2**, 385-394
- Kiefer, D. A. & J. J. Cullen, 1991: Phytoplankton growth and light absorption as regulated by light, temperature, and nutrients; *In: Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology*,

- Trondheim, 12-16 May 1990 (Eds. E. Sakshaug, C. C. E. Hopkins and N. A. Oritsland); *Polar Research* **10** (1), 163-172
- King, F. D. & A. H. Devol, 1979: Estimates of vertical eddy diffusion through the thermocline from phytoplankton nitrate uptake rates in the mixed layer of the eastern tropical Pacific; *Limnol. Oceanogr.* **24** (4), 645-651
- Knap, A., T. Jickells, A. Pszeny & J. Galloway, 1986: Significance of atmospheric-derived fixed nitrogen on productivity of the Sargasso Sea; *Nature* **320**, 158-160
- Koeve, W., 1992: New production of phytoplankton in the tropical and subarctic North Atlantic; *Dissertation, Univ. Kiel*, 98 pp
- Kraus, E. B. & J. S. Turner, 1967: A one-dimensional model of the seasonal thermocline; *Tellus* **19**, 98-105
- Kriest, I., 1994: Auswirkungen wachstumsbeeinflussender Faktoren auf den Phytoplanktonjahreszyklus - Vergleich von Modellierung und Daten; *Diplomarbeit, Institut für Meereskunde, Kiel*
- Kuenen, J. G. & L. A. Robertson, 1988: Ecology of nitrification and denitrification; *In: The nitrogen and sulphur cycles. 42nd Symposium of the Society for General Microbiology held at the University of Southampton, January 1988* (Eds. J. A. Cole & S. J. Ferguson, Hrsg.); *Cambridge University Press, Cambridge*, 161-218
- Lampitt, R. S., 1985: Evidence for the seasonal deposition of detritus of the deep-sea floor and its subsequent resuspension; *Deep-Sea Res.* **32** (8A), 885-897
- Lampitt, R. S.; T. Noji & B. von Bodungen, 1990: What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux; *Mar. Biol.* **104**, 15-23
- Legendre, L. & J. Le Fèvre, 1989: Hydrodynamical singularities as controls of recycled versus export production in oceans; *In: Productivity of the Ocean: Present and Past* (Eds. W. H. Berger, V. S. Smetacek & G. Wefer, Hrsg.); *John Wiley & Sons, Chichester*, 49-63
- Legendre, L., S. Demers, C. Garside, E. M. Haugen, D. A. Phinney, L. P. Shapiro, J.-C. Therriault & C. M. Yentsch, 1988: Circadian photosynthetic activity of natural marine phytoplankton isolated in a tank; *J. Plankt. Res.* **10**, 1-6
- Levitus, S., 1982: Climatological Atlas of the World Ocean; *NOAA Prof. Paper, US Govt. Print. Office*, **13**, 173 pp.
- Lewis, M. R. & J. C. Smith, 1983: A small volume, short-incubation time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **13**, 99-102
- Lie, U., 1968: Variations in the growth of zooplankton and propagation of *Calanus finmarchicus* at station M in the Norwegian Sea 1959-66; *Fisk. Dir. Skr. Ser. Hav. Unders.* **14**, 121-128
- Liebig, J., 1840: Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie. *Vieweg-Verlag, Braunschweig*
- Mann, K. H. & J. R. N. Lazier, 1991: Dynamics of Marine Ecosystems; *Blackwell Scientific Publications, Boston*, 1-466
- May, R. M., 1977: Predators that switch; *Nature* **269**, 103-104
- McCave, I. N., 1984: Size spectra and aggregation of suspended particles in the deep ocean; *Deep-Sea Res.* **31** (4), 329-352
- McIsaac, J. J. & R. C. Dugdale, 1972: Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling uptake in the sea; *Deep-Sea Res.* **19**, 209-232

- McManus, G. B., 1991: Flow analysis of a planktonic microbial food web model; *Marine Microbial Food Webs* **5** (1), 145-160
- Moloney, C. L. & J. G. Field, 1991: The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows; *J. Plankton Res.* **13** (5), 1003-1038
- Muggli, D. L. & W. O. Smith Jr., 1993: Regulation of nitrate and ammonium uptake in the Greenland Sea; *Mar. Biol.* **115**, 199-208
- Noji, T. T., 1989: The influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea; *Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel* **17**, 1-183
- Noji, T. T., 1991: The influence of macrozooplankton on vertical particulate flux; *Sarsia* **76**, 1-9
- Noji, T. T., K. W. Estep, F. MacIntyre & F. Norrbin, 1991: Image analysis of fecal material grazed upon by three species of copepods: evidence for coprorhexy, coprophagy and coprochaly; *J. mar. biol. Ass. U.K.* **71**, 465-480
- O'Neill, R. V.; D. L. DeAngelis; J. J. Pastor; B. J. Jackson & W. M. Post, 1989: Multiple nutrient limitations in ecological models; *Ecological Modelling* **46**, 147-163
- Olson, R. J., 1981: ¹⁵N Tracer studies of the primary nitrite maximum; *J. Mar. Res.* **39** (2), 203-226
- Olson, R. J., 1981: Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria: a possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum; *J. Mar. Res.* **39** (2), 227-238
- Paasche, E., 1960: Phytoplankton distribution in the Norwegian Sea in June, 1954, related to hydrography and compared with primary production data; *Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations* **12** (11), 77 pp
- Pace, M. L., G. A. Knauer, D. M. Karl & J. Martin, 1987: Primary production and vertical flux in the eastern Pacific Ocean; *Nature* **325**, 803-804
- Pace, M. L.; J. E. Glasser & L. R. Pomeroy, 1984: A simulation analysis of continental shelf food webs; *Mar. Biol.* **82**, 47-63
- Parsons, T. R. & C. M. Lalli, 1988: Comparative oceanic ecology of the plankton communities of the subarctic atlantic and pacific oceans; *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 317-359
- Parsons, T. R., M. Takahashi & B. Hargrave, 1982: Biological Oceanographic Processes; *Pergamon Press, Oxford*,
- Peinert, R., B. von Bodungen & V. S. Smetacek, 1989: Food web structure and loss rate; *In: Productivity of the Ocean: Present and Past* (Eds. W. H. Berger, V. S. Smetacek & G. Wefer, Hrsg.); *John Wiley & Sons, Chichester*, 35-48
- Peinert, R.; U. Bathmann; B. von Bodungen & T. Noji, 1987: The impact of grazing on spring phytoplankton growth and sedimentation in the Norwegian Current; *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg SCOPE/UNEP Sonderband* (**62**), 149-164
- Platt, T. & A. D. Jassby, 1976: The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton; *J. Phycol.* **12**, 421-430
- Platt, T. & S. Sathyendranath, 1988: Oceanic primary production: estimation by remote sensing at local and regional scales; *Science* **241**, 1613-1620
- Platt, T., K. H. Mann & R. E. Ulanowicz, 1981: Mathematical models in biological oceanography; *The Unesco Press*, 112-133

- Pomeroy, L. R. & W. J. Wiebe, 1993: Energy sources for microbial food webs; *Marine Microbial Food Webs* 7 (1), 101-118
- Press, W. H., 1988: Integration of ordinary differential equations; *In: Numerical Recipes; Cambridge University Press, Cambridge*, 554-560
- Ramsfjell, E., 1960: Phytoplankton distribution in the Norwegian Sea in June, 1952 and 1953; *Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations* 12 (10), 112 pp
- Redfield, A. C., 1934: On the proportions of organic derivatives in the sea water and their relation to the composition of plankton. *In: James Johnstone Memorial; Univ. Press Liverpool*, 176-192
- Redfield, A. C., B. H. Ketchum & F. A. Richards, 1963: The influence of organisms on the composition of sea-water; *In: The Sea* (Eds. M. N. Hill); *Interscience Publishers*, 26-77
- Rey, F., 1981: The development of the spring phytoplankton outburst at selected sites off the Norwegian coast; *In: Norwegian coastal current symposium, Geilo (Norway), 9. Sep. 1980. The Norwegian Coastal Current* (Eds. R. Sætre & M. Mork); 2, 649-680
- Rey, F., 1991: Photosynthesis-irradiance relationships in natural phytoplankton populations of the Barents Sea; *In: Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology, Trondheim, 12-16 May 1990* (Eds E. Sakshaug, C. C. E. Hopkins and N. A. Oritsland); *Polar Research* 10 (1), 105-116
- Richardson, M. J., 1987: Particle size, light scattering and composition of suspended particulate matter in the North Atlantic; *Deep-Sea Res.* 34 (8), 1301-1329
- Riebesell, U. & D. A. Wolf-Gladrow, 1992: The relationship between physical aggregation of phytoplankton and particle flux: a numerical model; *Deep-Sea Res.* 39 (7/8), 1085-1102
- Riebesell, U., 1992: The formation of large marine snow and its sustained residence in surface waters; *Limnol. Oceanogr.* 37 (1), 63-76
- Sakshaug, E. & D. Slagstad, 1991: Light and productivity of phytoplankton in polar marine ecosystems: a physiological view; *In: Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology, Trondheim, 12-16 May 1990* (Eds. E. Sakshaug, C. C. E. Hopkins and N. A. Oritsland); *Polar Research* 10 (1), 69-85
- Sakshaug, E. & O. Holm-Hansen, 1986: Photoadaptation in antarctic phytoplankton: variations in growth rate, chemical composition and *P* versus *I* curves; *J. Plankt. Res.* 8, 459-473
- Sakshaug, E., A. Bjørge, B. Gulliksen, H. Loeng & F. Mehlum, 1992: *Okosystem Barentshavet, Mesna-Trykk A.s.*, 79-108
- Sakshaug, E., G. Johnsen, K. Andresen & M. Vernet, 1991: Modeling of light-dependent algal photosynthesis and growth: experiments with the Barents Sea diatoms *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Chaetoceros furcellatus*; *Deep-Sea Res.* 38 (4), 415-430
- Sarmiento, J. L.; R. D. Slater; M. J. R. Fasham; H. W. Ducklow; J. R. Toggweiler & G. T. Evans, 1993: A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the North Atlantic euphotic zone; *Global Biogeochemical Cycles* 7, 417-450
- Shanks, A. L. & J. D. Trent, 1980: Marine snow: sinking rates and potential role in vertical flux; *Deep-Sea Res.* 27A, 137-143
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr, 1987: High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates; *Nature* 325, 710-711

- Sieburth, J. McN., V. Smetacek & J. Lenz, 1978: Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions; *Limnol. Oceanogr.* **23** (6), 1256-1263
- Siegel, D. A., T. C. Granata, A. F. Michaels & T. D. Dickey, 1990: Mesoscale eddy diffusion, particle sinking, and the interpretation of sediment trap data; *J. Geoph. Res.* **95** (C4), 5305-5311
- Slagstad, D. & K. S. Tande, 1990: Growth and production dynamics of *Calanus glacialis* in an arctic pelagic food web; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **63**, 189-199
- Slagstad, D. & K. Støle-Hansen, 1991: Dynamics of plankton growth in the Barents Sea: model studies; In: Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology, Trondheim, 12-16 May 1990 (Eds. E. Sakshaug, C. C. E. Hopkins and N. A. Oritsland); *Polar Research* **10** (1), 173-186
- Smayda, T. J., 1970: The suspension and sinking of phytoplankton in the sea; *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **8**, 353-414
- Smayda, T. J., 1980: Phytoplankton species succession; In: Studies in ecology, the physiology of phytoplankton (Vol. 7); The physiological ecology of phytoplankton (Eds. I. Morris); *Blackwell Scientific Publication, Oxford*
- Smayda, T. J., 1989: Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: a linkage?; In: Novel Phytoplankton Blooms: Causes and Impacts of Recurrent Brown Tides and other Unusual Blooms; Coastal and Estuarine Studies 35 (Eds. E. M. Cospers, V. M. Briceli & E. J. Carpenter), *Springer-Verlag New York*, 449-483
- Smetacek, V. & U. Passow, 1990: Spring bloom initiation and Sverdrup's critical-depth model; *Limnol. Oceanogr.* **35** (1), 228-234
- Smetacek, V. S., 1985: Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance; *Mar. Biol.* **84**, 239-251
- Smetacek, V. S., 1986: Impact of freshwater discharge on production and transfer of materials in the marine environment; In: The Role of Freshwater Outflow in Coastal Marine Ecosystems (Eds. S. Skreslet); *NATO ASI Series, Springer-Verlag Berlin Heidelberg*, 85-105
- Smetacek, V., 1984: The supply of food to the benthos; In: Flows of energy and materials in marine ecosystems (Eds. M. J. F. Fasham); *Plenum Press*, 517-548
- Smith, E. L., 1936: Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide; *Proc. Nat. Acad. Science* **22**, 504-511
- Spies, A., 1987: Growth rates of antarctic marine phytoplankton in the Weddell Sea; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **41**, 267-274
- Steele, J. H. & E. W. Henderson, 1992: The role of predation in plankton models; *J. Plankton Res.* **14** (1), 157-172
- Steele, J. H., 1976: The role of predation in ecosystem models; *Mar. Biol.* **35**, 9-11
- Sverdrup, H. U., 1953: On conditions for the vernal blooming of phytoplankton; *J. Cons. Explor. de la Mer* **18**, 287-297
- Swift, J. H., 1986: The arctic waters; In: The nordic Seas (Eds B. G. Hurdle); *Springer Verlag New York*, 129-153
- Tande, K. S. & D. Slagstad, 1985: Regional and interannual variations in biomass and productivity of the marine copepod, *Calanus finmarchicus*, in subarctic environments; *Limnol. Oceanogr.* **30** (5), 1093-1099

- Tande, K. S. & U. Båmstedt, 1985: Grazing rates of copepods *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus* in Arctic waters of the Barents Sea; *Mar. Biol. (Berlin)*, **87**, 251-258
- Tande, K. S., 1988: Aspects of developmental and mortality rates in *Calanus finmarchicus* related to equiproportional development; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **44**, 51-58
- Taylor, A. H. & I. Joint, 1990: A steady-state analysis of the 'microbial loop' in stratified systems; *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **59**, 1-17
- Taylor, A. H. & J. A. Stephens, 1993: Diurnal variations of convective mixing and the spring bloom of phytoplankton; *Deep-Sea Res.* **40** (1/2), 389-408
- Taylor, A. H.; D. S. Harbour; R. P. Harris; P. H. Burkill & E. S. Edwards, 1993: Seasonal succession in the pelagic ecosystem of the North Atlantic and the utilization of nitrogen; *J. Plankton Res.* **15** (8), 875-891
- Tett, P., G. Jackson, F. Joos, P. Nival, J. Rodriguez & U. Wolf, 1993: Modelling particle fluxes; In: Towards a Model of Ocean Biogeochemical Processes (Eds. G. T. Evans & M. J. R. Fasham, Hrsg.); *NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin*, **1** (10), 227-236
- Toggweiler, J. R. & J. L. Sarmiento, 1986: Large scale modeling in GOFs; *U.S.GOFs Planning Report* **4**, 93-99
- Toggweiler, J. R., 1989: Is the downward dissolved organic matter (DOM) flux important in carbon transport?, in: In: Productivity of the Ocean: Present and Past (Eds. W. H. Berger, V. S. Smetacek & G. Wefer); *John Wiley & Sons, Chichester*, 65-83
- Turner, J. T. & J. C. Roff, 1993: Trophic levels and trophospecies in marine plankton: lessons from the microbial food web; *Marine Microbial Food Webs* **7** (2), 225-248
- Verity, P. G., 1991: Measurement and simulation of prey uptake by marine planktonic ciliates fed plastidic and aplastidic nanoplankton; *Limnol. Oceanogr.* **36** (4), 729-750
- Vinogradov, M. E., 1979: Vertical distribution of oceanic zooplankton; *Israel program for scientific translations, Jerusalem*, **1a** **133**
- Voss, M., 1991: Räumliche und zeitliche Verteilung stabiler Isotope (^{15}N , ^{13}C) in suspendierten und sedimentierten Partikel im Nördlichen Nordatlantik; *Ber. Sonderforschungsbereich* **313**, *Univ. Kiel* **32**, 1-130
- Walsh, J. J., 1983: Death in the sea: enigmatic phytoplankton losses; *Prog. Oceanogr.* **12**, 1-86
- Walsh, I., K. Fischer, D. Murray, J. Dymond, 1988: Evidence for resuspension of rebound particles from near-bottom sediment tras; *Deep-Sea Res.* **35** (1), 59-70
- Ward, B. B.; K. A. Kilpatrick; E. H. Renger & R. W. Eppley, 1989: Biological nitrogen cycling in the nitracline; *Limnol. Oceanogr.* **34** (3), 493-513
- Wassmann, P. & D. Slagstad, 1993: Seasonal and annual dynamics of carbon flux in the Barents Sea: a model approach; *Polar Biol.* **13** (6), 363-372
- Wassmann, P.; R. Peinert & V. Smetacek, 1991: Patterns of production and sedimentation in the boreal and polar Northeast Atlantic; In: Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology, Trondheim, 12-16 May 1990 (Eds E. Sakshaug, C. C. E. Hopkins and N. A. Oritsland); *Polar Research* **10** (1), 209-228
- Wiborg, K. F., 1960: Investigations on zooplankton in Norwegian Waters and in the Norwegian Sea during 1957-58; *Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations* **12** (6), 8-19

- Williams, P. J. leB., B. von Bodungen, U. Bathmann, W. H. Berger, R. W. Eppley, G. C. Feldman, G. Fischer, L. Legendre, J.-F. Minster, C. S. Reynolds, V. S. Smetacek & J. R. Toggweiler, 1989: Group Report. Export productivity from the photic zone; *In: Productivity of the Oceans: Present and Past* (Eds. W. H. Berger, V. S. Smetacek & G. Wefer, Hrsg.); *John Wiley & Sons, Chichester*, 99-115
- Wilson, D. L., W. O. Smith jr. And D. M. Nelson, 1986: Phytoplankton bloom dynamics of the western Ross Sea ice edge. 1. Primary productivity and species-specific production; *Deep-Sea Res* **33**, 1375-1387
- Wolf, K.-U., 1991: Meridionale Variabilität des physikalischen und planktologischen Jahreszyklus - Lagrange'sche Modellstudien im Nordatlantik ; *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel* **203**, 1-118
- Woods, J. D. & R. Onken, 1982: Diurnal variation and production in the ocean - preliminary results of a Lagrangian ensemble model; *J. Plankt. Res.* **4**, 735-756
- Wroblewski, J. 1977: A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling; *J. Mar Res.* **35**, 357-394
- Yentsch, C. S., 1990: Estimates of 'new production' in the Mid-North Atlantic; *J. Plankton Res.* **12** (4), 717-734
- Zaret, T. M. & J. S. Suffern, 1976: Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism; *Limnol. Oceanogr.* **21**, 804-813
- Zeitzschel, B., P. Diekmann & L. Uhlmann, 1978: A new multisample sediment trap; *Mar. Bio.* **45**, 285-288

Anhang

Liste der verwendeten Symbole und Abkürzungen

Ψ	Inhibitionsparameter für die Nitrataufnahme des Phytoplanktons
α	Photosynthese-Licht-Koeffizient
η	spezifische Exkretionsrate des Zooplanktons
σ	spezifische Wachstumsrate des Phytoplanktons
β_{d1}	Assimilationseffizienz des Zooplanktons für den schnell sinkenden Detritus
ρ_{d1}	Freßpräferenz des Zooplanktons für den schnell sinkenden Detritus
β_{d2}	Assimilationseffizienz des Zooplanktons für den langsam sinkenden Detritus
ρ_{d2}	Freßpräferenz des Zooplanktons für den langsam sinkenden Detritus
β_p	Assimilationseffizienz des Zooplanktons für Phytoplankton
ρ_p	Freßpräferenz des Zooplanktons für Phytoplankton
μ	Remineralisierungskoeffizient
μ_{d1}	Remineralisierungsparameter für den schnell sinkenden Detritus
μ_{d2}	Remineralisierungsparameter für den langsam sinkenden Detritus
μ_{nh}	Remineralisierungsparameter des Ammoniums
μ_p	spezifische Phytoplanktonmortalität
μ_z	spezifische Zooplanktonmortalität
AAFR	jährliches f-ratio
AANP	jährliche Neue Produktion
BIOM	BIological Ocean Model
Chl	Chlorophyll
C_k	Konzentration einer Variablen
cloud	Bewölkung
$d(iz)$	Dicke der Tiefenstufe
D_1	schnell sinkender Detritus
D_2	langsam sinkender Detritus
$E(p)$	statistische Maßzahl
E_s	Maßzahl des Standardlaufes
G_{d1}	Freßrate des Zooplanktons auf dem schnell sinkenden Detritus
G_{d2}	Freßrate des Zooplanktons auf dem langsam sinkenden Detritus
G_p	Freßrate des Zooplanktons auf dem Phytoplankton
I	Lichtintensität
I_0	solare Einstrahlung an der Wasseroberfläche
iz	Tiefenstufe
J	Wachstumsrate des Phytoplanktons
k_c	chlorophyllabhängiger Attenuationskoeffizient

k_d	Diffusionskoeffizient
k_{d1}	dimensionsloser Faktor für den lichtabhängigen Abbau des schnell sinkenden Detritus
k_{d2}	dimensionsloser Faktor für den lichtabhängigen Abbau des langsam sinkenden Detritus
k_{nh}	Halbsättigungskonstante für die Ammoniumaufnahme des Phytoplanktons
k_{nhl}	dimensionsloser Faktor für den lichtabhängigen Abbau des Ammoniums
k_{no}	Halbsättigungskonstante für die Nitrataufnahme des Phytoplanktons
K_s	dimensionsloser Faktor für die Sinkgeschwindigkeit
k_w	spektraler Klarwasserattenuationskoeffizient ($n = 1$ bis 19)
k_{zl}	dimensionsloser Faktor für die lichtabhängige Zooplanktonmortalität
k_{zo}	Halbsättigungskonstante für die Futteraufnahme des Zooplanktons
LSD	langsam sinkender Detritus
NH	Ammonium
N_{nh}	Ammoniumkonzentration
N_{no}	Nitratkonzentration
NO	Nitrat
p	Parameter
P	Phytoplankton
P/I	Photosynthese - Licht - Verhältnis
P_{chl}	Chlorophyllkonzentration
POC	partikulärer organischer Kohlenstoff
PON	partikulärer organischer Stickstoff
p_s	Parameter des Standardlaufes
PSi	partikuläres Silikat
Q_{nh}	dimensionsloser Faktor für die Ammoniumaufnahme des Phytoplanktons
Q_{no}	dimensionsloser Faktor für die Nitrataufnahme des Phytoplanktons
R_n	spektraler Wichtungskoeffizient ($n = 1$ bis 19)
S	Sensitivität
SEDI500	Sedimentation in 500 m Tiefe
SSD	schnell sinkender Detritus
t	Zeit
V_p	maximale Wachstumsrate des Phytoplanktons
V_z	maximale Freßrate des Zooplanktons
w	Sinkgeschwindigkeit
w_{d1}	Sinkgeschwindigkeit des schnell sinkenden Detritus
w_{d2}	Sinkgeschwindigkeit des langsam sinkenden Detritus
w_p	Sinkgeschwindigkeit des Phytoplanktons
z	Tiefe
Z	Zooplankton
$z(iz)$	Tiefe der Tiefenstufe

Parametertabelle

Tabelle 20: Parameter zur Berechnung der Klarwasserattenuation

n : Parameter:	R_n	k_{wn}
1	0.0212	0.250
2	0.0230	0.045
3	0.0271	0.043
4	0.0342	0.033
5	0.0397	0.019
6	0.0421	0.018
7	0.0394	0.036
8	0.0378	0.041
9	0.0378	0.069
10	0.0368	0.091
11	0.0363	0.186
12	0.0352	0.228
13	0.0342	0.288
14	0.0331	0.367
15	0.0315	0.500
16	0.0297	1.240
17	0.1498	2.130
18	0.1051	20.00
19	0.2060	1300

Danksagung

Meinem Doktorvater Herrn Professor Bodo von Bodungen möchte ich ganz herzlich für sein Engagement auch nach seiner Berufung nach Warnemünde danken, das es mir ermöglicht hat, diese Arbeit im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 313 der Universität Kiel vollenden zu können.

Ganz besonders möchte ich Uli Wolf danken, der mir den Sprung ins kalte Wasser erleichterte und mir jederzeit mit wertvollen Hilfestellungen zur Seite stand. Die vielen wissenschaftlichen Diskussionen mit ihm haben ganz wesentlich zur Vollendung dieser Arbeit beigetragen.

Den vielen hilfreichen Freunden und Kollegen, besonders Angela Dersen, Christine Friedrich, Christine Voigt, Christoph Humborg, Eddi Bauerfeind, Frank Appel, Geoff Evans, Heike Siegmund, Helmut Beese, Hermann Fohrmann, Iris Kriest, Marcus Reckermann, Moshira Hassan, Rolf Gradinger, Rolf Peinert, Sally und Joachim Dengg, Siggi Podewski, Ute Kumitz, Will Ritzrau und Willi Wilhelm möchte ich für die anregenden Diskussionen, kritische Anmerkungen zum Manuskript, die Hilfestellungen bei der Behebung der üblichen Rechnerprobleme und nicht zuletzt für die moralische Unterstützung ganz besonders danken.

Den Kollegen des Sonderforschungsbereiches 313 und der Abteilung Planktologie des Institutes für Meereskunde sei an dieser Stelle für das gute Arbeitsklima und alle kleineren und größeren Hilfeleistungen gedankt.

Professor Dr. Wolfgang Fennel danke ich für die Durchsicht des Manuskriptes und wertvolle Anregungen.

Dem Deutschen Wetterdienst und dem Deutschen Hydrographischen Dienst danke ich für die Bereitstellung von Wetter- und T/S-Daten.

Ein besonders herzlicher Dank gilt Maike Behrendt, die für mich und meine Arbeit sehr viel Geduld aufgebracht hat.